Alpine Entomology 2 2018, 59–75 | DOI 10.3897/alpento.2.23345

Zu Verbreitung und Morphologie einiger *Onthophagus*-Arten der Schweiz (Coleoptera, Scarabaeidae)

Frank-Thorsten Krell[1]

1 *Department of Zoology, Denver Museum of Nature & Science, 2001 Colorado Boulevard, Denver, Colorado 80205-5798, USA*

http://zoobank.org/29244355-E6D0-4B14-990E-2641BCA81037

Corresponding author: *Frank-Thorsten Krell* (frank.krell@dmns.org)

Received 9 April 2017
Accepted 14 May 2018
Published 26 July 2018

Academic editor:
Andreas Sanchez

Key Words

Onthophagini
Central Europe
Alps
faunistics
morphology
dung beetles

Abstract

On distribution and morphology of some *Onthophagus* species in Switzerland (Coleoptera: Scarabaeidae). – On the basis of 1097 specimens from 12 collections, the distribution of ten dung beetle species of the genus *Onthophagus* (Scarabaeidae) in Switzerland is compiled and shown in distribution maps: *O. taurus*-group: *O. illyricus*, *O. taurus*; *O. fracticornis*-group: *O. fracticornis*, *O. opacicollis*, *O. similis*; *O. ovatus*-group: *O. baraudi*, *O. grossepunctatus*, *O. joannae*, *O. ovatus*, *O. ruficapillus*. New characters of the female genitalia allow species identification of *O. fracticornis*, *O. similis*, and *O. ruficapillus*. Reduced male characters of a small *O. gibbulus* are described.

Einleitung

In Ökosystemen, die Wirbeltiere beherbergen, fallen regelmässig und oft in grossen Mengen Kot und Kadaver an, bei deren Abbau Dungkäfer eine wichtige Rolle spielen. Die Verbreitung der Blatthornkäfer der Schweiz, zu denen die Dungkäfer zählen, wurde von Victor Allenspach (1970) in einem Katalog der *Fauna Helvetica* zusammenfassend bearbeitet. Seit der Fertigstellung dieses faunistischen Kataloges im Jahre 1968 wurden in ergänzenden Arbeiten einige zusätzliche *Onthophagus*-Arten für das Schweizer Gebiet gemeldet (Ieniştea 1979; Vit und Hozman 1980). Im Rahmen der Überarbeitung des Lamellicornia-Teils von Machatschke (1969) im Bestimmungswerk *Die Käfer Mitteleuropas* (Krell und Fery 1992; Krell 1998) wurde begonnen, Schweizer Funde der Gattung *Onthophagus* zu revidieren, mit besonderer Berücksichtigung der schwierig zu bestimmenden Artengruppen. Seitdem wurde umfangreiches, zusätzliches Material dieser Artengruppen aus den meisten größeren Schweizer Museen untersucht und hier zusammengestellt. In der vorliegenden Arbeit werden einige bisher oft verkannte oder leicht verwechselbare Schweizer Dungkäfer-Arten eingehender besprochen, verifizierte Nachweise präsentiert, und neue Bestimmungsmerkmale vorgestellt. Die verifizierten Nachweise dienten zum Teil als Grundlage für die entsprechenden Art-Bearbeitungen von Cosandey et al. (2017) in deren neulich in dieser Zeitschrift veröffentlichten Katalog der Scarabaeoidea der Schweiz.

Material und Methoden

1097 Exemplare (Abb. 1), gesammelt zwischen 1853 und 1998, aus folgenden Sammlungen wurden untersucht:

DMNS Denver Museum of Nature & Science, 2001 Colorado Boulevard, Denver, Colorado 80205-5798, U.S.A.

Copyright *Frank-Thorsten Krell*. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

ETH — ETH Zürich, Institut für Pflanzenwissenschaften, ETH Zentrum, Clausiusstr. 21, CH-8092 Zürich.

FMNH — Field Museum of Natural History, 1400 S. Lake Shore Drive, Chicago, IL 60605-2496, U.S.A.

JBNC — Privatsammlung Joachim Böhme, formerly Neuhofen, nun im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, Deutschland (Niehuis 2012).

MHNG — Muséum d'Histoire naturelle, Route de Malagnou, Case postale 434, CH-1211 Genève 6.

MNSL — Museo cantonale di storia naturale, viale Carlo Catteneo 4, CH-6906 Lugano.

MZL — Musée Cantonal de Zoologie, Place Riponne 6, CH-1005 Lausanne.

NMB — Naturhistorisches Museum Basel, Entomologische Abteilung, Augustinergasse 2, CH-4001 Basel.

NMBE — Naturhistorisches Museum, Bernastraße 15, CH-3005 Bern.

NMLU — Naturmuseum Luzern, Kasernenplatz 6, CH-6003 Luzern.

NMSO — Naturmuseum Solothurn, Klosterplatz 2, CH-4500 Solothurn.

ZMHB — Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Zoologisches Museum, Invalidenstraße 43, D-10115 Berlin, Deutschland.

Alle Individuen von *Onthophagus ovatus*, *O. joannae* und *O. baraudi* wurden genitalpräpariert, ebenso alle kleineren Individuen der *O. fracticornis*-Gruppe. Die Genitalien wurden nicht chemisch behandelt, weder mazeriert noch gebleicht. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates am Zeiss SV5 angefertigt. Binokulare mit Auflichtbeleuchtung sind zur Untersuchung der weiblichen Kopulationsorgane für die Determination ausreichend.

Nur selbst verifiziertes Material wurde in die Zusammenstellung aufgenommen, da die behandelten Arten leicht fehlbestimmt werden können. Ausnahmsweise wurden die Literatur-Nachweise von *O. joannae* in Binaghi et al. (1969), von *O. fracticornis* in Uhlig und Uhlig (2006) und Falahee und Angus (2010) und ein Nachweis von *O. baraudi* in Cosandey et al. (2017) berücksichtigt, da sie von zuverlässigen Experten (Binaghi et al., R. Angus, J. Schulze, E. Rössner) determiniert wurden, die mit den spezifischen taxonomischen Problemen vertraut sind.

Monnerat et al. (2015) weisen auf die Unzuverlässigkeit verschiedener alter Etikettierungen hin, insbesondere der Etiketten der Sammlungsstücke von Charles Maerky (im MHNG). Diese Nachweise werden entgegen der Empfehlung von Monnerat et al. (2015) berücksichtigt, da man nicht ausschliessen kann, dass deren Etikettierung korrekt ist. Jedoch sind Maerky-Exemplare in den Materiallisten in eckigen Klammern aufgeführt und in den Verbreitungskarten als graue Punkte markiert, um deren potentielle Unzuverlässigkeit klar darzustellen. Die grauen Punkte zeigen ein mögliches Vorkommen, jedoch kein gesichertes Vorkommen an.

Die Verbreitungskarten wurden mit Hilfe des Online-Programmes SIMPLEMAPPR (Shorthouse 2010) erstellt. Es wurde nicht versucht, die Ungenauigkeit der Fundortangaben zu visualisieren. Alle Fundpunkte in den Karten sind gleich groß und bezeichnen das Zentrum des in Frage kommenden Fundgebietes, auf eine Minute genau. SimpleMappr verwendet die vom World Wildlife Fund erarbeiteten *Terrestrial Ecoregions of the World* (http://www.worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world; Olson et al. 2001), die die Schweiz in drei Naturräume einteilen: *Western European broadleaf forests* im Norden und Nordwesten (in der Karte hell), *Alps conifer and mixed forest* im Süden und Osten (in der Karte dunkel) und *Po Basin mixed forests* im südlichsten Zipfel des Tessins (in der Karte ebenfalls dunkel). In dieser Einteilung wird der Jura nicht vom Mittelland getrennt, die Oberrheinische Tiefebene bei Basel bleibt unberücksichtigt, und auch Alpennordflanke, Westliche und Östliche Zentralalpen und Alpensüdflanke bilden eine einzige Region. In der Diskussion der Verbreitung der einzelnen Arten wird jedoch auf die biogeographische Einteilung der Schweiz von Gonseth et al. (2001) in sechs Regionen bezug genommen.

Die Schweiz ist relativ gut besammelt. Nur in der Zentralschweiz im Grenzgebiet zwischen Mittelland und Alpennordflanke, in der westlichen Alpennordflanke und im westlichen Bereich der Östlichen Zentralalpen sind grössere Lücken in der Sammelaktivität festzustellen (Fig. 1), die bei der Interpretation der Verbreitungsbilder gegenwärtig noch berücksichtigt werden müssen, aber durch neue Aufsammlungen und Kartierungsprojekte zunehmend geschlossen werden (cf. Cosandey et al. 2017).

Die *Onthophagus taurus*-Gruppe

Nach Rahola Fabra (1987: 25) zeigen *Onthophagus taurus* und *O. illyricus* in Südfrankreich unterschiedliche ökologische Potenz. Während *O. taurus* Ubiquist sei, bevorzuge *O. illyricus* tiefgründig feuchte Böden und meide Gebiete mit ausgeprägter sommerlicher Trockenheit. Allerdings führt dies nach seinen Verbreitungskarten (pp. 73f) nicht dazu, dass *O. taurus* ebenfalls die Areale von *O. illyricus* besiedelt. Großflächige Sympatrie konnte er nicht feststellen. Jedoch ist Sympatrie beider Arten in anderen Gebieten ausreichende documentiert (Allenspach 1970: 35; Palestrini et al. 1994; Pizzo et al. 2006a; diese Arbeit, Abb. 2 und 3), so dass wir diese Gruppe als Arten-Gruppe (sensu Haffer 1986: 175f) ansehen können. Es wurde jedoch bisher kein *character displacement* beobachtet, sondern sogar „Übergangsformen", mutmaßliche Hybriden (Allenspach l.c.), die allerdings genetisch zu *O. illyricus* gehören (Pizzo et al. 2006b). Wenn auch Wilson und Angus (2005) keine karyotypischen Unterschiede zwischen beiden Formen feststellen konnten, wiesen Pizzo et al. (2006b) die genetische Selbständigkeit beider Arten nach. Unterschiede in der Genitalmorphologie sowie der Kopfgröße wurden von

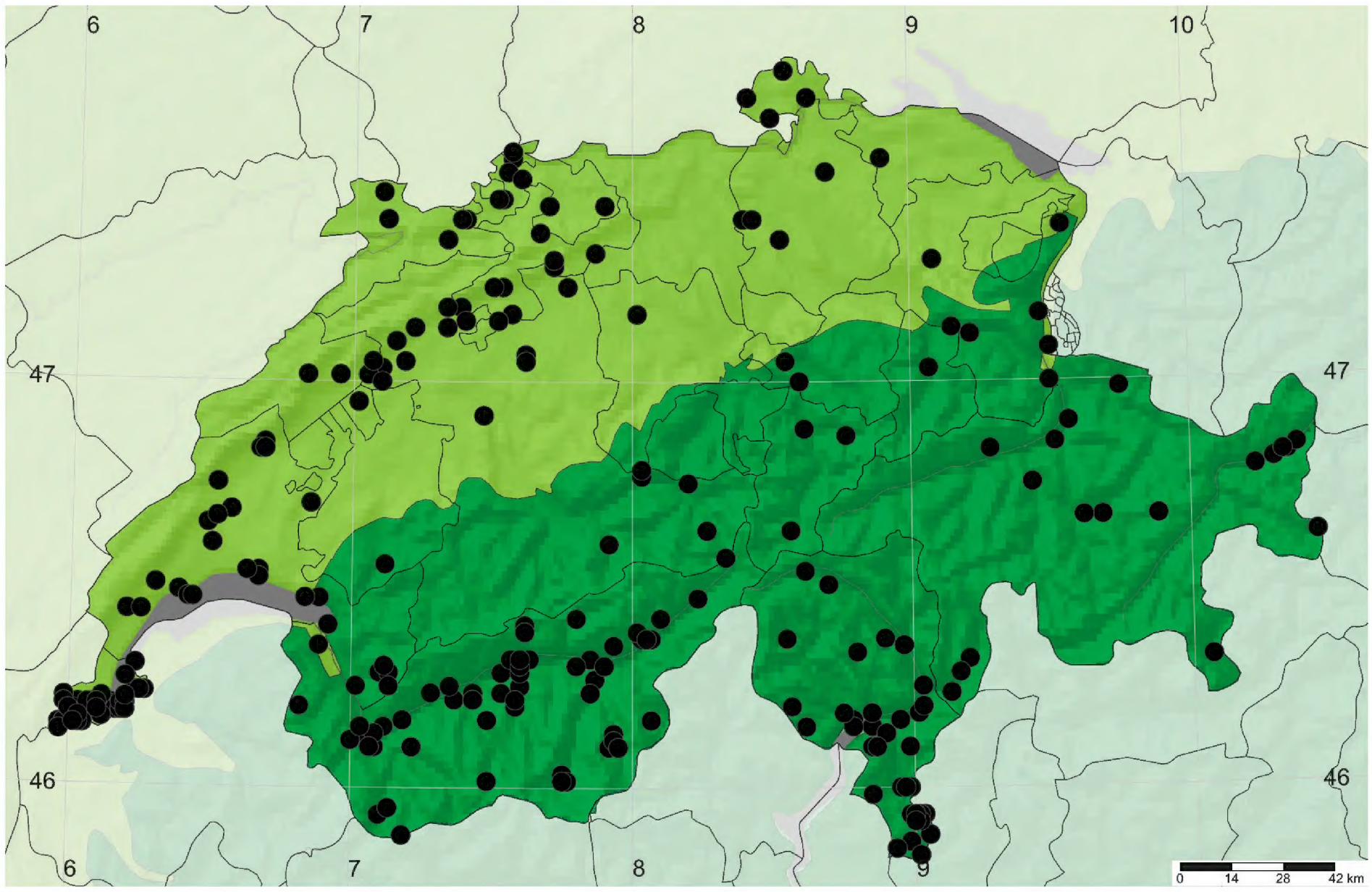

Abb. 1. Fundpunkte aller untersuchten *Onthophagus*.

Pizzo et al. (2006a) in geometrisch-morphometrischen Analysen gefunden.

Die Determination der beiden Arten beruht auf den von Krell und Fery (1992: 206) aufgeführten differentialdiagnostischen Merkmalen, vor allem dem Behaarungsmuster der Elytren und deren Punktur; bei kleinen Individuen von *O. taurus* kann die Punktur der nur schwach ausgeprägten Halsschild-Absturzfläche kräftiger sein als bei größeren Individuen und sich so der Ausprägung bei *O. illyricus* annähern, ein Phänomen, das wir bei kleinen Individuen einer Art öfters vorfinden (cf. Krell 1993: 259).

Nachweise von *Onthophagus taurus* (Schreber, 1759) in der Schweiz (Abb. 2)

Untersuchtes Material. 63 Exemplare, gesammelt zwischen 1872 und 1988).

BL: Wenzlingen, Berner Jura; 1 ♀ 17.ix.1944, leg. J.-P. Wolf; ETH. **BE:** Erlach; 1 ♀ viii.1937; NMLU. Gampelen; 1 ♀ v.1937; ETH. **SG:** Amden-Betlis; 2 ♀♀ 24.vi.1965, 1278, det. V. Allenspach, D20/47; MHNG (cf. Allenspach 1970: 34). Betlis; 5 ♂♂, 1 ♀ 24.vi.1965, 1224, det. V. Allenspach; MHNG (cf. Allenspach 1970: 34). Quinten; 1 ♂, 3 ♀♀ 7.vii.1965, 1257; MHNG (cf. Allenspach 1970: 34). **SO:** Grenchen; 2 ♂♂ 9.v.1948, coll. H. Steiner, EK. 11489/1998, det. A. Linder; NMSO. Staad; 1 ♂, 1 ♀ 13.vii.1947, coll. H. Steiner, EK. 11489/1998, det. A. Linder; NMSO. **TI:** Bellinzona; 2 ♂♂, 2 ♀♀ 23.vii.1950, Menschenkot, leg. C. Besuchet; MZL. Biasca; 2 ♂♂ 31.vii.1948; 1 ♀ 13.vii.1951, alle: leg. J.-P. Wolf; ETH; 1 ♀ 17.ix.1950, Rinderkot, leg. C. Besuchet; MZL. Lugano; 1 ♂ ix.1912; ZMHB. Magadino; 1 ♀ 15.x.1966, leg. A. Linder, „1454“ (det. A. Linder: *O. illyricus*); MHNG; 1 ♂ vi.1938; ETH (von Allenspach (1970: 35) als *O. illyricus* gemeldet). Monte Brè; 2 ♂♂, 1 ♀ 30.ix.1943, coll. H. Steiner, EK. 11489/1998, det. A. Linder; NMSO. Tenero-Gordola; 1 ♂ 13.vi.1937, leg. J. Pochon; NMLU. Tremona; 1 ♂, 3 ♀♀ ix.1967 (eingeordnet unter *O. illyricus*); ETH (von Allenspach (1970: 35) als *O. illyricus* gemeldet). **VD:** Bussigny; 1 ♂ 23.v.1951, leg. C. Besuchet; MZL. Cossonay; 1 ♂, coll. E. Bugnion; MZL. Lausanne; 1 ♀ vi.1872, 1 ♂ ohne Datum, coll. E. Bugnion; MZL. **VS:** Buitonaz; 1 ♀ 13.viii.1987, Eselskot, leg. S. Jungclaus; MZL. Follatères; 5 ♀♀ 02.viii.1949 [„Les Follaterres“], 3 spm. Rinderkot, 2 spm. Pferdekot, leg. C. Besuchet; 1 ♂, 2 ♀♀ 13.vi.1951, Rinderkot, leg. C. Besuchet; 1 ♀ 6.v.1957, Rinderkot, leg. C. Besuchet; 3 ♂♂ 13.vi.1987, Rind, leg. R. Delarze; 1 ♀ 3.vi.1988, „vignes (porc)“, leg. et det. R. Delarze; MZL. Laquintal; 1 ♂ 10.vi.1939, leg. J. Pochon; NMLU. Martigny; 1 ♂ vi.1939; ETH. Mt. Rosel; 3 ♂♂ 13.vi.1987, Sand (2x), “porc” (1x), leg. R. Delarze; 1 ♂ 12.viii.1987, 1000 m, leg. R. Delarze; MZL. Sierre; 1 ♀ viii.1917, det. H. d’Orbigny, coll. E. Bugnion; MZL.

Onthophagus taurus wurde von Besuchet et al. (2012: 128) für den Kanton Genf gemeldet nach Material aus dem MHNG, das ich nicht untersucht habe.

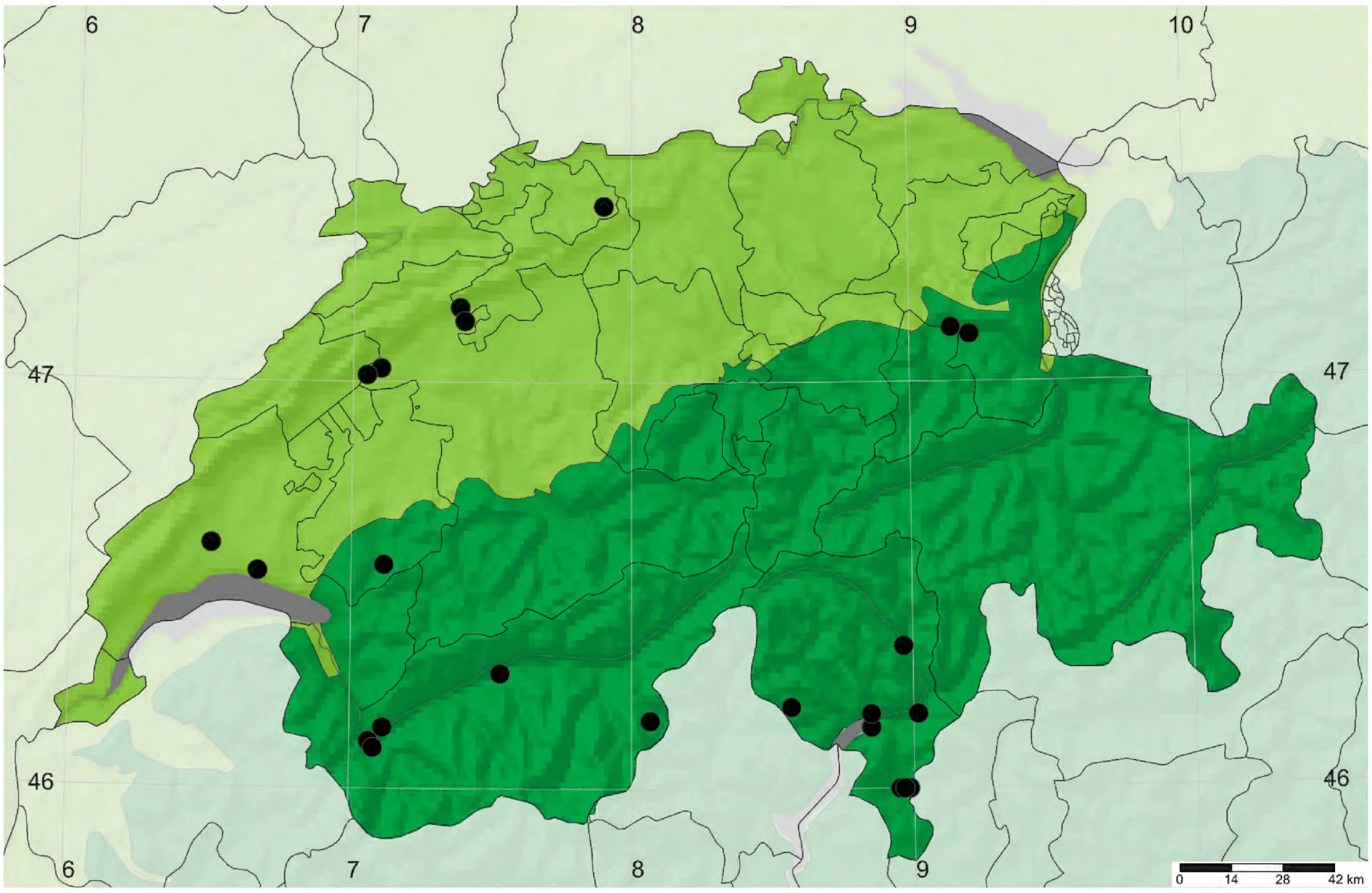

Abb. 2. Bestätigte Verbreitung von *Onthophagus taurus* (Schreber) in der Schweiz. Für neuere Funde vergleiche die Karte von Info Fauna https://lepus.unine.ch/carto/index.php?nuesp=22637&rivieres=on&lacs=on&hillsh=on&data=on&year=2000&lang=de

Nachweise von *Onthophagus illyricus* (Scopoli, 1763) in der Schweiz (Abb. 3)

Diese von Machatschke (1969: 287) noch als Subspecies von *O. taurus* behandelte Art wurde erstmals von Allenspach (1970: 35) für das Gebiet der Schweiz nachgewiesen.

Untersuchtes Material. 35 Exemplare, gesammelt zwischen 1887 und 1966.

BL: Hölle, Berner Jura; 1 ♂ 11.v.1947, leg. J.-P. Wolf; ETH. Kleinblauen, Berner Jura; 1 ♀ 27.v.1945, leg. J.-P. Wolf; ETH. Ziefen, Basler Jura; 1 ♂ 30.vi.1946, leg. J.-P. Wolf; ETH (cf. Allenspach 1970: 35). **BE:** Meienried; 1 ♀ 25.ix.1948, coll. H. Steiner, EK. 11489/1998 (det. A. Linder als *O. taurus*); NMSO. **GE:** Hermance; 1 ♂ 15.vi.1965 ("Rind 1533"), det. V. Allenspach; MHNG (cf. Allenspach 1970: 35). **GR:** Lostallo; 1 ♂, 1 ♀ 26.vii.1965, „1242", Doublette ex coll. A. Spälti, (det. V. Allenspach [♂]); MHNG (cf. Allenspach 1970: 36). **JU:** Höllenweide, Berner Jura; 1 ♀ 15.ix.1946, leg. J.-P. Wolf; ETH. **SO:** Grenchen; 1 ♀ 9.v.1948, coll. H. Steiner, EK. 11489/1998, det. A. Linder (as *O. taurus*); NMSO. Born (Wangen bei Olten); 1 ♂ v.1934, coll. H. Steiner, EK. 11489/1998 (det. A. Linder als *O. taurus*); NMSO. Staad; 2 ♂♂, 1 ♀ 13.vii.1947, coll. H. Steiner, EK. 11489/1998 (det. A. Linder als *O. taurus*); NMSO. **TI:** Agno; 1 ♂ ix.1960; NMLU (cf. Allenspach 1970: 35). Arbedo; 1 ♂ 3.ix.1950, leg. C. Besuchet; MZL. Bellinzona; 1 ♀ 23.vii.1950, Menschenkot, leg. C. Besuchet, det. V. Allenspach (cf. Allenspach 1970: 36). Biasca; 2 ♀♀ 17.ix.1950, Rinderkot, leg. C. Besuchet (1 ♀ an Nadel mit *O. taurus*; 1 ♀ det. V. Allenspach; cf. Allenspach 1970: 36); MZL. Gudo; 1 ♂ 15.x.1966, „1454", leg. et det. A. Linder; MHNG. Locarno; 1 ♀ 27.vi.1951, Menschenkot, leg. C. Besuchet, det. V. Allenspach; MZL. Magadino; 1 ♂ vi.1938; ETH (cf. Allenspach 1970: 36); 1 ♀ 4.ix.1950, Rinderkot, leg. C. Besuchet, det. V. Allenspach, det. R. Pittino; 2 ♀♀ 11.ix.1950, leg. C. Besuchet, det. V. Allenspach; MZL (cf. Allenspach 1970: 36). **VD:** Aubonne; 1 ♀ coll. E. Bugnion; MZL. Bussigny; 1 ♂ 23.v.1951, leg. C. Besuchet; MZL. **VS:** Follatères; 1 ♀ 13.v.1920, Rinderkot, coll. W. Morton; MZL. Martigny; 1 ♂, 1 ♀ 7.vi.1887, leg. A. Gaud, det. V. Allenspach; MZL; 1 ♂ vi.1939; ETH. Saas; 1 ♂ viii.1939, leg. J. Lautner; ETH (coll. J.-P. Wolf) (cf. Allenspach 1970: 35). Saillon; 1 ♀ vi.1921, coll. E. Bugnion; MZL. Salgesch; 1 ♀ 13.viii.1951, leg. J.-P. Wolf; ETH. **ZH:** Wollishofer Allmend; 2 ♂♂ 3.viii.1929, leg. V. Allenspach, coll. A. Nägeli (det. A. Linder als *O. taurus*); NMSO.

Diskussion—die Verbreitung der *O. taurus*-Gruppe in der Schweiz

Die Verbreitungsbilder von *Onthophagus taurus* (Abb. 2) und *O. illyricus* (Abb. 3) zeigen keine augenfälligen Unterschiede. Die Zentralschweiz (südliches Mittelland und Alpennordflanke) scheint von beiden Arten gemieden zu werden. Die beiden aktuellen Verbreitungskarten von Info Fauna (https://lepus.unine.ch/carto/index.

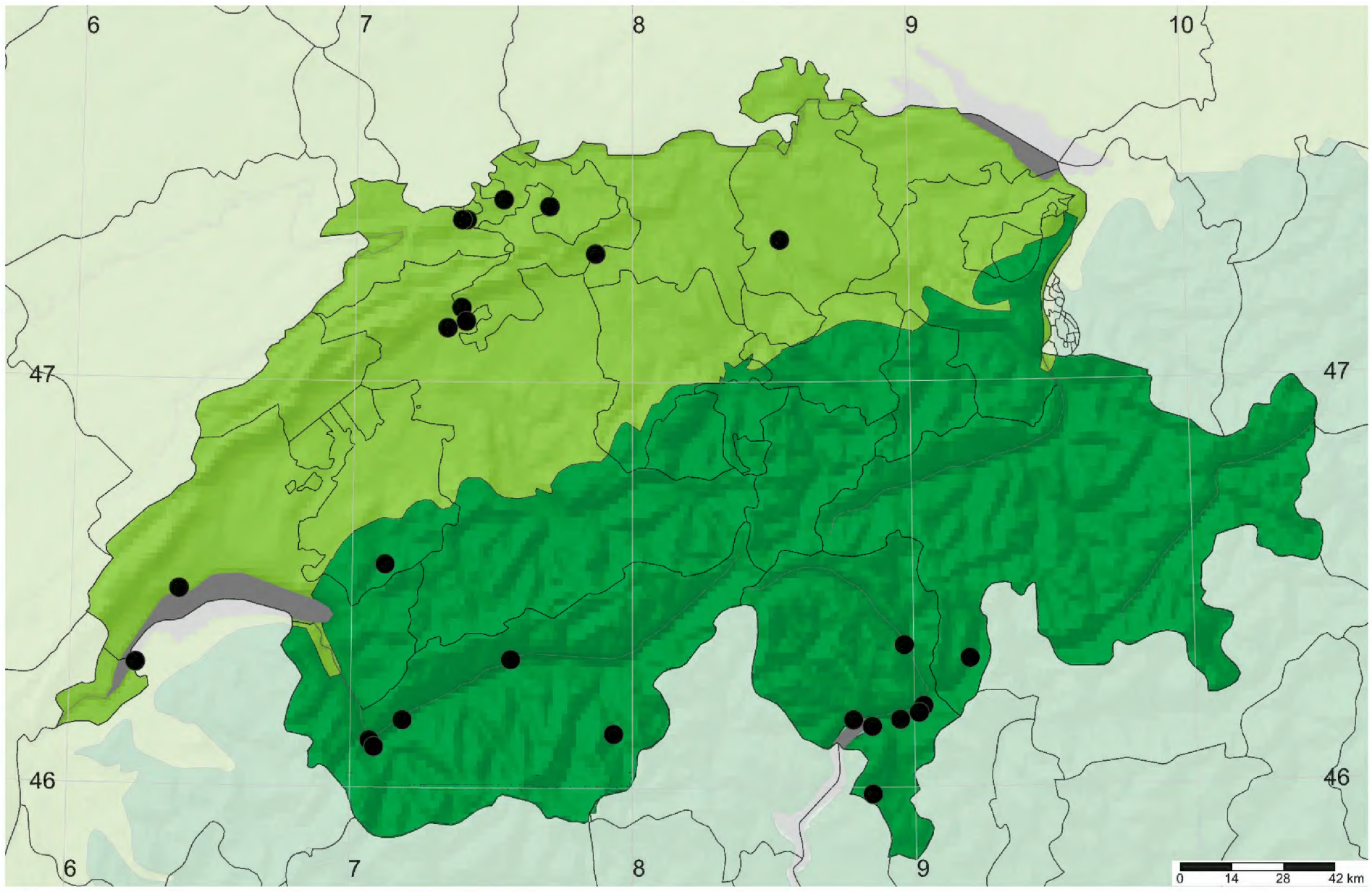

Abb. 3. Bestätigte Verbreitung von *Onthophagus illyricus* (Scopoli) in der Schweiz. Für neuere Funde vergleiche die Karte von Info Fauna https://lepus.unine.ch/carto/index.php?nuesp=22629&rivieres=on&lacs=on&hillsh=on&data=on&year=2000&lang=de

php?nuesp=22629&rivieres=on&lacs=on&hillsh=on&data=on&year=2000&lang=de, https://lepus.unine.ch/carto/index.php?nuesp=22637&rivieres=on&lacs=on&hillsh=on&data=on&year=2000&lang=de, eingesehen am 30.12.2017) enthalten eine Menge neuerer Funde, die im Rahmen dieser Studie nicht berücksichtigt werden konnten. Nach diesen Karten sind beide Arten sehr viel ausgedehnter im nördlichen Mittelland und im Jura vom Genfer See bis zum Bodensee verbreitet, fehlen jedoch auch weitgehend im südlichen Mittelland und der Alpennordflanke und zeigen keine ausgeprägten artspezifischen Unterschiede in ihrer Verbreitung.

Die *Onthophagus fracticornis*-Gruppe

Onthophagus fracticornis (Preyssler) und *O. similis* (Scriba)

Im Jahre 1956 erkannten Delabie (1956) und unabhängig davon Lohse (1957), dass mit dem Namen *Onthophagus fracticornis* Preyssler bis dato zwei distinkte Species benannt worden waren. Eine Zusammenschau der diesbezüglichen Literatur präsentiert Palestrini (1981). Die Unterscheidung der Arten *O. fracticornis* und *O. similis* kann manchmal schwierig sein. Die Körperlänge kann in vielen Fällen nicht als artdiagnostisches Merkmal dienen, da ein Überlappungsbereich existiert: Die Körperlänge von *O. fracticornis* Pr. beträgt 5,9–10 mm, *O. similis* Scr. misst 4–8 mm, wobei jedoch festzustellen ist, dass Individuen von *O fracticornis* von unter 7 mm bzw. Individuen von *O. similis* von über 7 mm Länge selten sind. Ljungberg (2002) gibt die Länge von *O. fracticornis* mit 5,5–9,5 mm an. Ich selbst habe keine Individuen dieser Art unter 5,9 mm gesehen.

So sind Weibchen und schwach ausgeprägte Männchen von 5,9 mm bis 8 mm Körpergröße zumeist schwierig anhand externer Merkmale allein zu bestimmen. Morphologische Merkmale der Körperoberfläche wie Kopfsuturen, Punktierung zwischen Stirn- und Scheitelleiste, oder das Verhältnis der Länge der Glieder der Maxillartaster konnten vom Autor nicht als konstant differierend erkannt werden. Da die Ausprägung der Punktierung bei den Scarabaeidae sehr oft variiert und durch die grabende Lebensweise der Tiere abgenutzt sein kann, sollte man zur Absicherung der Determination die Genitalien untersuchen. Für die Männchen ist der Aedoeagus ein traditionelles und klares Bestimmungsmerkmal (Machatschke 1969, Ljungberg 2002). Fuer die Weibchen sollte man ein Merkmal heranziehen, das sich bereits bei der Unterscheidung anderer Geschwisterarten bei *Onthophagus* bewährt hat: den spangenartigen Sklerit der weiblichen äußeren Genitalien (Abb. 4, 5), der wohl, auf Grund seiner Lage, homolog zu den Vaginalpalpen anderer Taxa der Lamellicornia ist.

Palestrini (1981: 17) bildet erstmalig die weiblichen Kopulationsorgane der beiden Arten ab. Die von ihr angewandte Präparationsmethode der Zunino-Schule durch Einbettung in ein Einschlussmittel bedingt eine Aufhellung der Sklerite, die damit weniger deutlich zu erkennen

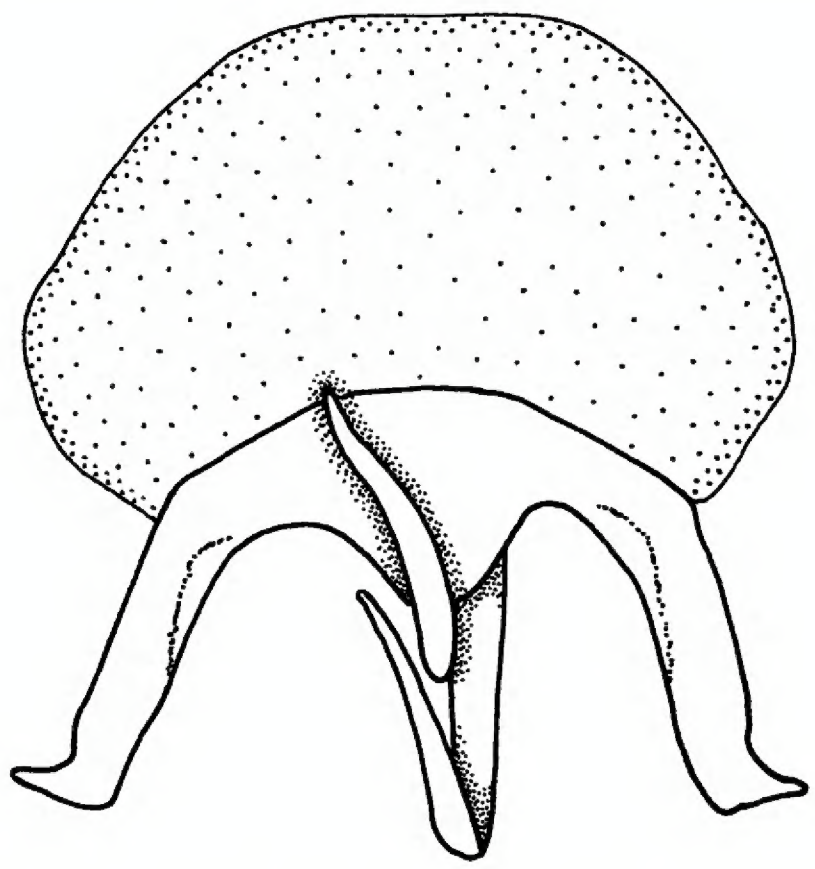

Abb. 4. Weiblicher Kopulationsapparat von *Onthophagus fracticornis* (Pr.); Schweiz, Sankt Gallen, Quinten, MHNG.

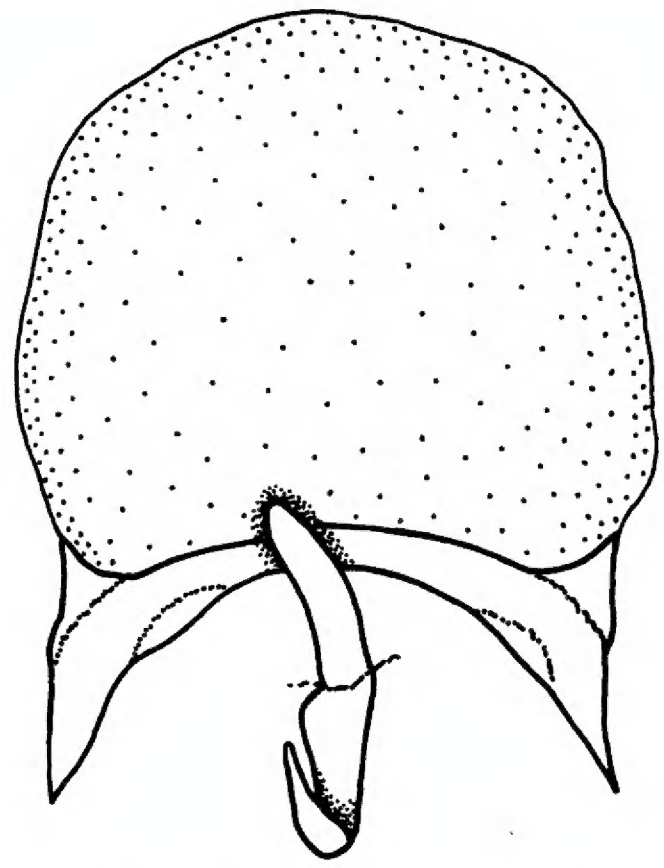

Abb. 5. Weiblicher Kopulationsapparat von *Onthophagus similis* (Scr.); Deutschland, Baden-Württemberg, Gernsbach-Lautenbach, leg. Krell 7.vii.1984, DMNS.

sind, verglichen mit der direkten Betrachtung des Organs im frischen oder gequollenen Zustand. Daher sind Palestrini's Abbildungen zur Differenzieruing der Arten nicht geeignet. Der spangenartige Sklerit bietet durch seine bei maturen Individuen kräftige Sklerotisierung deutliche Unterscheidungsmerkmale, die in den Abb. 4 und 5 dargestellt sind. Die Präparate wurden nach aufgekochten Trockenpräparaten (Museumsmaterial) gezeichnet. Jedwede Aufhellung, auch durch Einbettung in ein Einschlussmittel, wurde vermieden, da sich die oft schwache Sklerotisierung dann nicht mehr deutlich von den membranösen Teilen abhebt. Bei *O. fracticornis* (Abb. 4) ist der spangenartige Sklerit im Allgemeinen stärker sklerotisiert und die Seitenäste fast parallelseitig und in einem kleinen Haken endend. Bei *O. similis* (Abb. 5) laufen die kürzeren Seitenäste spitz zu.

Die Parameren eines kleinen Männchens aus Bella Vista, Monte Generoso (Abb. 6) sowie eines weiteren vom Gemmipass, zeigen ähnliche Ausprägung wie bei *Onthophagus massai* Baraud (Baraud 1975), einer kleinen, auf Sizilien endemischen Species, die dort *O. fracticornis* ersetzt. Diese Form der Parameren wurde bereits von Palestrini (1981) bei kleinen *O. fracticornis* aus Kalabrien, Griechenland und Anatolien festgestellt. In einer neueren Studie zum taxonomischen Status von *O. massai* konstatieren Pizzo et al. (2011), dass es sich bei der sizilianischen Form um eine Zwergform von *O. fracticornis* handelt, d.h. dass die Tiere aus Sizilien im Durchschnitt kleiner sind, aber nicht notwendigerweise einer unterschiedlichen Art angehören. Dies steht jedoch im Widerspruch zu Resultaten von Chromosomenuntersuchungen von Falahee und Angus (2011). Unsere Tiere aus Bella Vista und vom Gemmipass zeigen, dass kleine Tiere mit ähnlich ausgeprägten Aedoeagus in mitteleuropäischen Populationen von *O. fracticornis* vorkommen können.

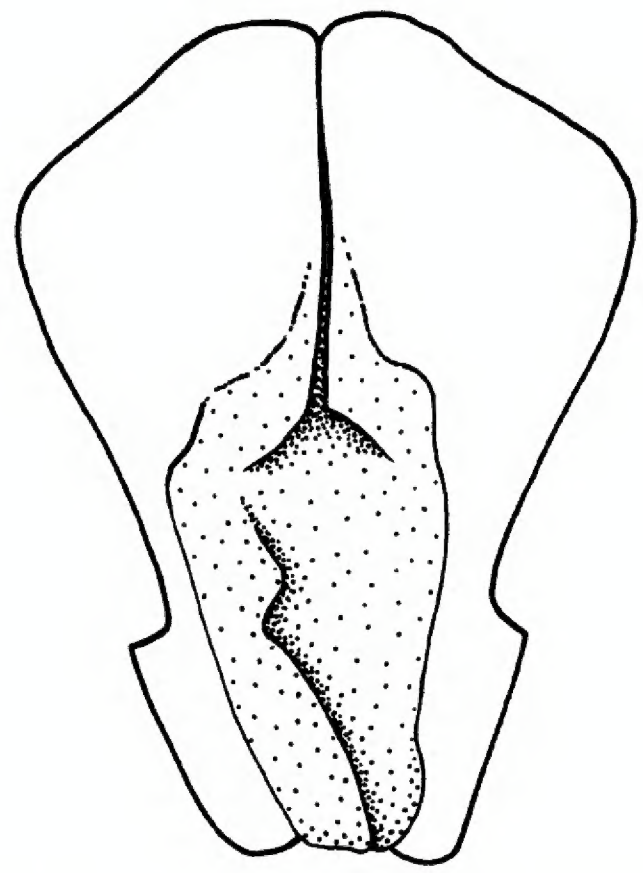

Abb. 6. Aedoeagus eines kleinen *Onthophagus fracticornis* (Pr.) vom Monte Generoso, Bella Vista, MHNG. Parameren-form sehr an diejenige von *O. massai* angenähert).

Nachweise von *Onthophagus fracticornis* (Preyssler, 1790) in der Schweiz (Abb. 7)

Untersuchtes Material. 328 Exemplare, gesammelt zwischen 1868 und 1996.

Vollständige Materialliste als elektronisches Supplement (Suppl. materials 1, 2).

Onthophagus similis (Scriba, 1790) und *Onthophagus opacicollis* Reitter, 1893

Onthophagus opacicollis unterscheidet sich von *O. similis* und *O. fracticornis* äußerlich durch die auch im medi-

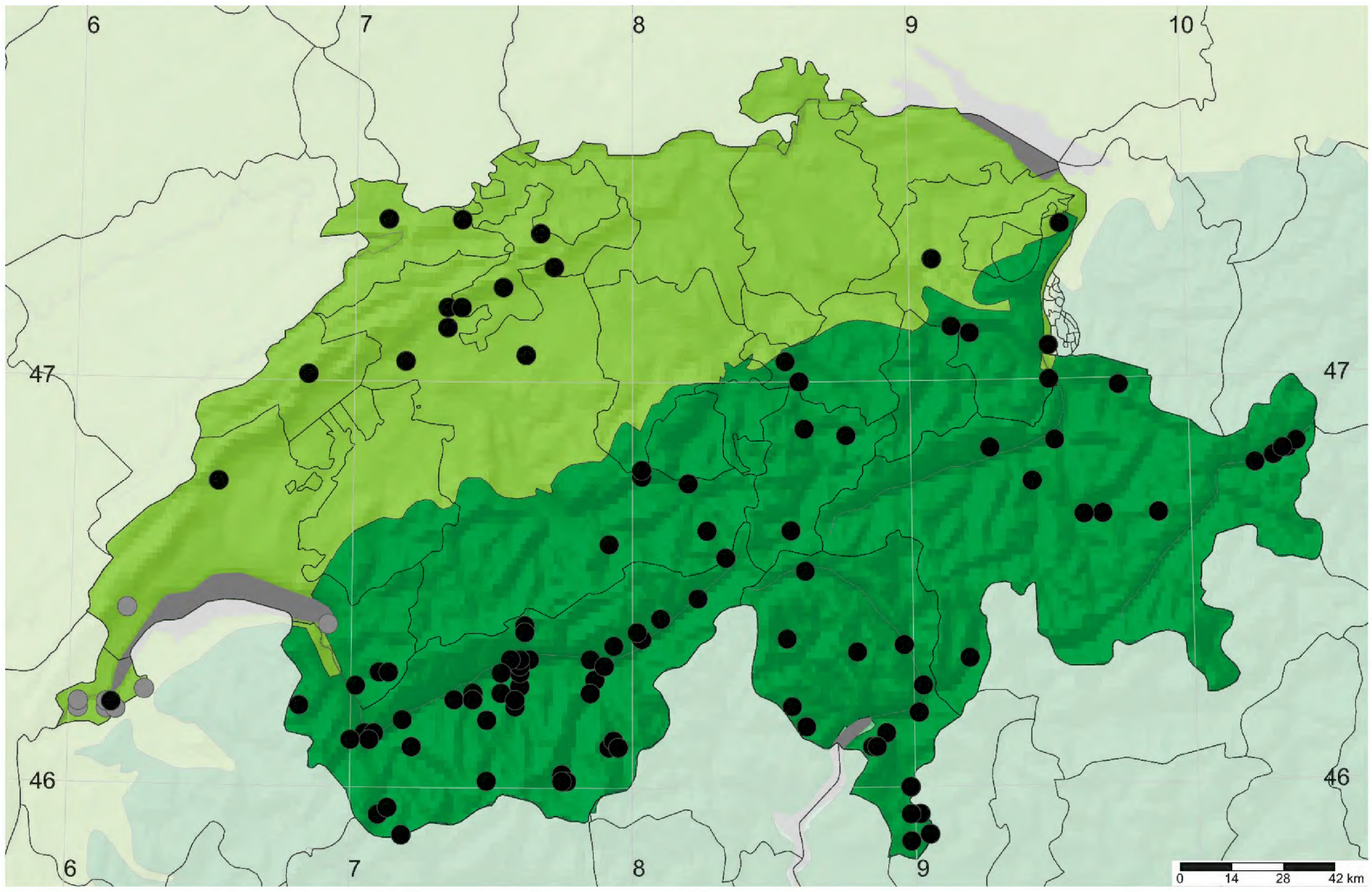

Abb. 7. Bestätigte Verbreitung von *Onthophagus fracticornis* (Preyssler) in der Schweiz. Graue Kreise: Unsichere Maerky-Nachweise. Für neuere Funde vergleiche die Karte von Info Fauna https://lepus.unine.ch/carto/index.php?nuesp=22625&rivieres=on&lacs=on&hillsh=on&data=on&year=2000&lang=de

anen Basalbereich des Pronotum raspelige Punktur sowie durch die laterale Ausrandung des Kopfschildes (Krell und Fery 1992: 209). Bei den letztgenannten Arten befinden sich in medianen Basalbereich des Pronotum einige normale, nicht raspelige Punkte, und der Kopfschild ist lateral konvex bogenförmig gerundet, nicht ausgerandet.

Die artdiagnostischen Merkmale sind jedoch nicht immer deutlich ausgeprägt. Zwischen *O. similis* (Scr.) und *O. opacicollis* Reitt. existieren morphologische Übergangsformen, or „Individuals with Uncertain Taxonomic Status“ (Pizzo et al. 2013). Die Schwierigkeit der Zuordnung einzelner Individuen führte zu einer jahrzehntelangen Diskussion über den taxonomischen Status dieser beiden Taxa, die erst in den letzten Jahren einer Lösung nähergekommen ist.

Palestrini (1981) stellte aufgrund dieser morphologischen Übergänge bzw. Annäherungen *O. opacicollis* Rtt. synonym zu *O. similis* (Scr.). Martín Piera (1984: 150f) schloss sich dieser Auffassung an, betrachtete den Fall jedoch differenzierter. Seiner Auffassung nach stellten *O. similis* s.str. und *O. opacicollis* unterschiedliche Phänotypen innerhalb einer Species dar, deren statistische Verteilung mit der geographischen Breite und der Höhenlage schwanke: Im Allgemeinen bevorzuge *O. opacicollis* Rtt. mediterrane Klimate, wohingegen *O. similis* (Scr.) gemäßigte Klimate bewohne und in der Mediterraneis in höheren Lagen aufzufinden sei. Avila und Pascual (1988: 31) folgten ebenfalls der Aufassung Palestrinis (1981) und berichteten, dass „en Sierra Nevada se encuentran todos los fenotipos intermedios entre estas dos antiguas especies“, ohne jedoch durch eine biometrische Untersuchung zu klären, ob wirklich ein kontinuierlicher Übergang oder aber doch ein Dimorphismus vorliegt. Baraud (1985) wiederum hielt die diagnostischen Merkmale für hinreichend konstant, um zwei Arten zu begründen. Rahola Fabra ([1986]) versuchte, die Artverschiedenheit beider Species durch phänologische und chorologische Differenzen zu beweisen, doch ist seine Beweisführung nicht reproduzierbar, da z.B. die Anzahl der untersuchten Individuen nicht angegeben wird.

Sympatrisch wurden beide Formen von Lumaret (1978: 110), Galante (1979: 147, 149), Avila und Pascual (1981: 96), Martín Piera und Boto (1999), Angus (2008) und Pizzo et al. (2013) aufgefunden. Lumaret (1978: fig. 32) fand Unterschiede in der Höhenpräferenz zwischen den beiden Formen: Wohingegen *O. opacicollis* vornehmlich im Flachland, seltener, an Wärmestellen, bis 850 m vorkommt (Lumaret 1990: 102), ist *O. similis* zwischen 300 m und 1200 m häufig.

Ergebnisse molekularbiologischer und morphometrischer Untersuchungen zur *O. fracticornis*-Gruppe zeigen, dass *O. opacicollis* näher mit *O. similis* als mit *O. fracticornis* verwandt ist und dass außerdem alle drei Taxa als distinkte Arten anzusehen sind (Boto und Martín-Piera 1994; Macagno et al. 2011). Martín-Piera und Boto (1999) teilen jedoch mit, dass *O. opacicollis* und *O. similis* in

manchen Gebieten nicht vollständig reproduktiv isoliert zu sein scheinen, was von Pizzo et al. (2013) bestätigt wird. Wilson und Angus (2005) und Angus (2008) konnten jedoch deutliche Unterschiede im Karyotyp beider Arten nachweisen. Nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand erscheint es angebracht, die Artverschiedenheit von *O. similis* und *O. opacicollis* beizubehalten.

Die rezente nördliche Verbreitungsgrenze von *O. opacicollis* liegt in Luxemburg (Miessen 2005), der Schweiz und der Slowakei (Král und Souček 1987). Coope (1974: 335; 1977: 63; 1979: 253) behauptete, dass das Arealsystem von *O. opacicollis* sich im letzten Interglacial (42.000 yr BP) bis England erstreckte, teilte jedoch brieflich mit (3. Feb. 1994), dass er diese sehr häufigen fossilen Fragmente nunmehr als den heute sizilianischen Endemiten *Onthophagus massai* interpretiere, wie er es dann auch publizierte (Coope 1990, 2000, 2010).

Nachweise von *Onthophagus similis* (Scriba, 1790) in der Schweiz (Abb. 8)

Untersuchtes Material. 5 Exemplare, davon nur eines datiert (1921).

GE: [Sierne; 1 ♂ 24.v.; MHNG (coll. C. Maerky) (see Ieniştea 1979)]. [Vessy; 2 ♀♀ 2.iv., 1 ♀ ohne Datum; MHNG (coll. C. Maerky) (cf. Ieniştea 1979)]. **VS:** Saillon; 1 ♀ (7,3 mm) vi.1921; MZL (coll. W. Morton).

Nachweise von *Onthophagus opacicollis* Reitter, 1893, in der Schweiz (Abb. 9)

Folgende der von Ieniştea (1979: 123) publizierten Nachweise und zusätzliche, unpublizierte Exemplare konnen nach eidonomischer und genitalmorphologischer Überprüfung als *O. opacicollis* bestätigt werden. Sie weisen sowohl eine leichte laterale Ausrandung des Kopfschildes als auch die mediobasale Raspelung der Pronotum-Punktur auf, jedoch nicht in der starken Ausprägung, die wir bei südeuropäischen Individuen beobachten.

Untersuchtes Material. 14 Exemplare, gesammelt zwischen 1934 und 1972.

GE: [Lancy; 1 ♂; MHNG (coll. C. Maerky)]. [Peney; 1 ♂ 1.i. (od. 7.vii.); MHNG (coll. C. Maerky)]. **GR:** Piani di Verdabbio, Schafkot; 3 ♂♂ und 3 ♀♀ 14.iv.1970, 1 ♂ 13.iv.1972; NMB (coll. V. Allenspach). Ieniştea (l.c.) meldet 8 + 12 Exemplare, deren Verbleib unbekannt ist. **TI:** Ascona; 1 ♀ vii.1934, leg. G. Toumayeff; MHNG. Bellinzona, Menschenkot 2 ♂♂ (steckten unter *O. similis*, an der Nadel mit 1 ♂ *O. fracticornis*) 23.vii.1950, 1 ♀ 23.vii.1956, Menschenkot, leg. C. Besuchet; MZL. Mendrisio, Schafkot; 1 ♀; NMB (coll. V. Allenspach). Das ♀ weist eine nur schwache Ausrandung des Kopfschildes auf, kann aber noch als *O. opacicollis* angesprochen werden.

Cosandey et al. (2017) präsentieren zusätzliche Meldungen von Alto Malcantone, Biasca, Breggia, Chiasso, Locarno, Monteceneri und Monte Generoso (TI), die in der Verbreitungskarte (Abb. 9) als weisse Kreise dargestellt sind. Das von Ieniştea (1979) aus Graubünden, Motta Maluns, als *O. opacicollis* gemeldete ♂ (viii.1937, leg. G. Toumayeff; MHNG) gehört eindeutig zu *O. fracticornis*.

Diskussion—die Verbreitung der *O. fracticornis*-Gruppe in der Schweiz

Die bei weitem häufigste Art dieser Gruppe in der Schweiz mit fast flächendeckender Verbreitung (aber mit spärlichen Nachweisen im südlichen Mittelland) ist *Onthophagus fracticornis* (Abb. 7). Das Fehlen von Nachweisen in der Nordost-Schweiz ist wahrscheinlich ein Sammel-Artefakt, da die Art in Südwestdeutschland weit verbreitet ist (Frank und Konzelmann 2002). Diese Interpretation wird bestätigt durch die aktuelle Verbreitungskarte von Info Fauna (https://lepus.unine.ch/carto/index.php?nuesp=22625&rivieres=on&lacs=on&hillsh=on&data=on&year=2000&lang=de, eingesehen am 30.12.2017), die eine Menge neuerer Funde enthält, die im Rahmen dieser Studie nicht berücksichtigt werden konnten. In Südfrankreich meidet *O. fracticornis* das Flachland unter 300 m ü.NN, wie auch *O. similis*, ist jedoch erheblich häufiger über 1000 m ü.NN (Lumaret 1978: fig. 32) und wurde in den französischen Alpen bis auf 2800 m ü.NN nachgewiesen (Lumaret 1990: 106). In der Schweiz sind Nachweise über 2300 m ü.NN nicht selten.

Die beiden anderen Schweizer Arten der Gruppe sind im Gebiet selten. Von *Onthophagus similis* sind mir nur fünf Schweizer Exemplare von drei Lokalitäten aus Genf und dem Wallis bekannt, von denen zudem vier von einem unzuverlässigen Sammler stammen. Cosandey et al. (2017: 82) erwähnen noch ein weiteres Exemplar von Basel, ebenfalls aus einer unzuverlässigen Sammlung (nicht in die Karte aufgenommen). In anderen Regionen, wie z.B. in Belgien (De Bast 1983), Grossbritannien (Johnson 1967) oder Spanien (hier exemplarisch in der Provinz Salamanca, Galante 1979), ist die Art erheblich häufiger und weiter verbreitet ist als *O. fracticornis*. *Onthophagus similis* kommt in den umliegenden Ländern der Schweiz (Frankreich, Deutschland, Österreich und Italien) vor (Ziani und Bezděk 2016), offenbar jedoch nicht in Liechtenstein (Brandstetter und Kapp 1998). Es ist möglich, dass *O. similis* weiter in der Schweiz verbreitet ist, jedoch durch seine extreme Seltenheit nicht häufiger gesammelt wurde.

Die dritte Art der Gruppe, *O. opacicollis*, ist eine südliche, wärmeliebende Art, und im Mittelmeergebiet eine der Arten mit der höchsten Biomasse und Bedeutung für die Abarbeitung von Rinderdung (Galante et al. 1995). Sie wurde in nur wenigen Exemplaren in den südlichsten Bereichen der Schweiz, in der Genfer Umgebung, dem Südwestzipfel Graubündens und dem südlichen Tessin, nachgewiesen (Abb. 9). Die Genfer Meldungen stammen aus der unzuverlässigen Sammlung Charles Maerky (Monnerat et al. 2015) und bedürfen einer Bestätigung durch neue Funde oder Examplare aus anderer Quelle.

Zur Ausprägung des Pronotum von *Onthophagus gibbulus* (Pallas, 1781)

Ein kleines ♂ aus Trimmis (GR; 1 ♂, 1 ♀ 14.x.1967 („117 1533"), det. A. Linder; MHNG) besitzt nur eine angedeutete, laschenförmige Erweiterung der Scheitelleiste. Der Hinterrand der Halsschild-Absturzfläche trägt

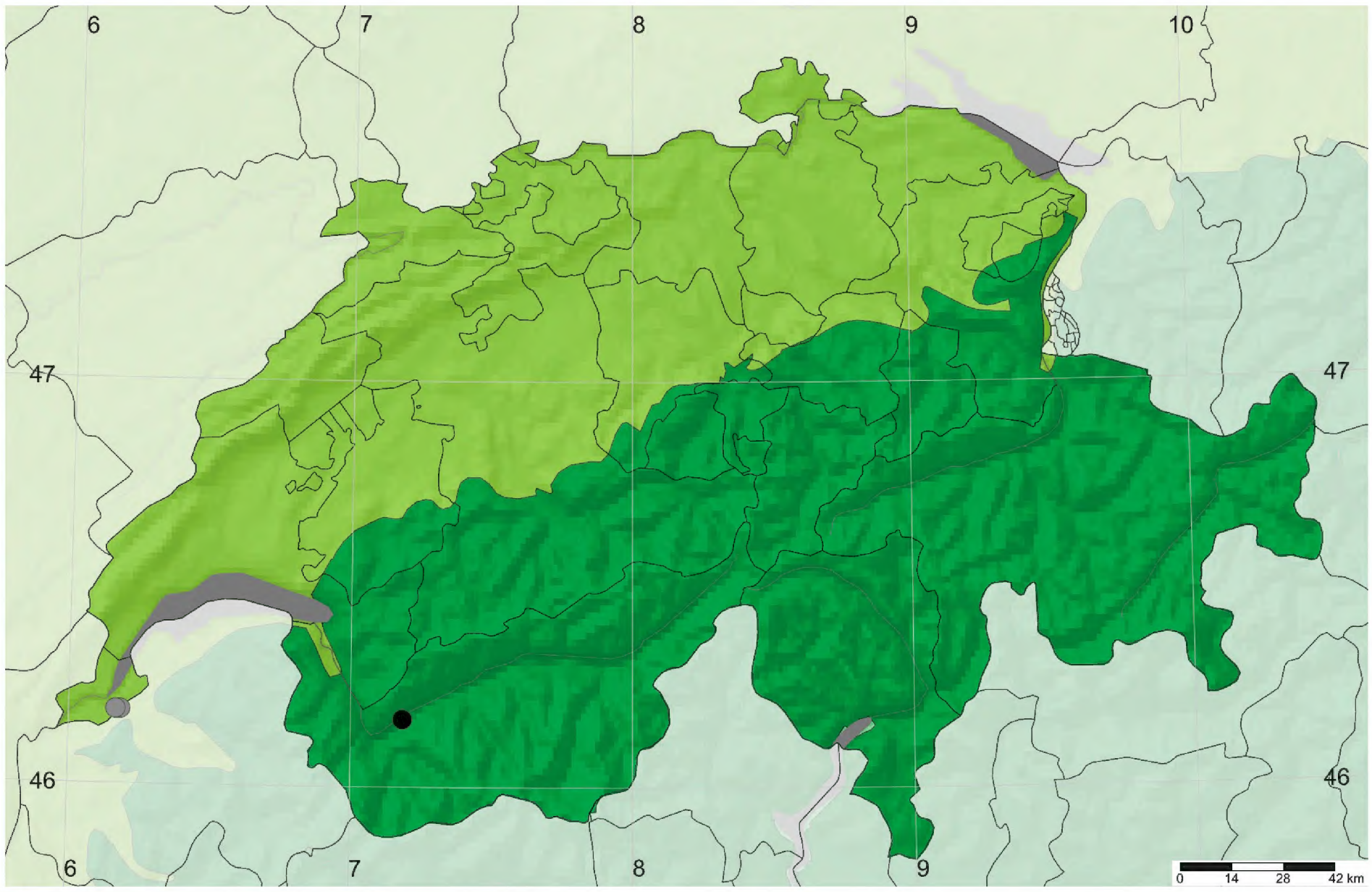

Abb. 8. Mögliche und bestätigte Verbreitung von *Onthophagus similis* (Scriba) in der Schweiz. Graue Kreise: Unsichere Maerky-Nachweise.

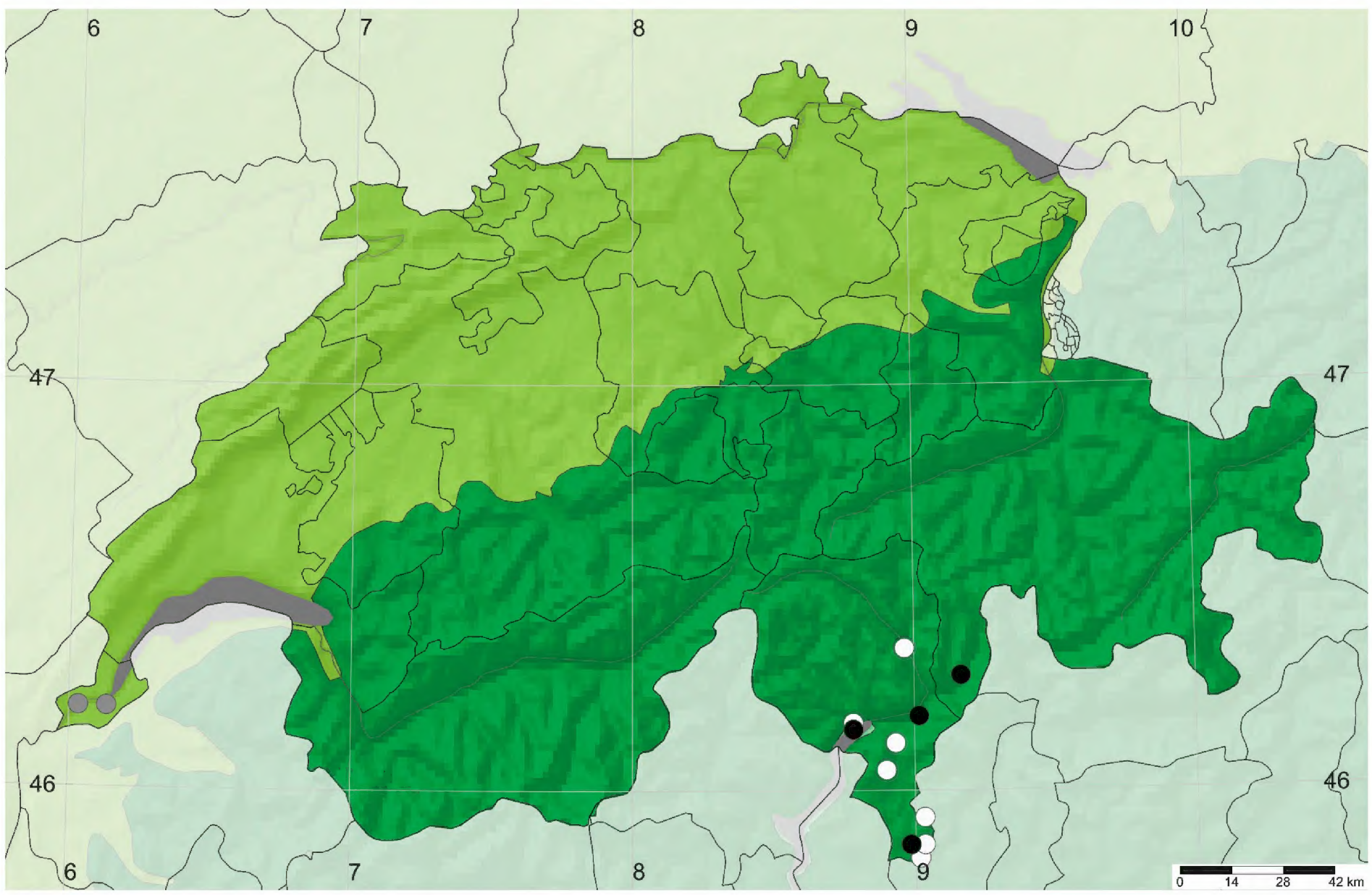

Abb. 9. Bestätigte Verbreitung von *Onthophagus opacicollis* Reitter in der Schweiz. Graue Kreise: Unsichere Maerky-Nachweise. Weisse Kreise: Zusätzliche Meldungen von Cosandey et al. (2017), nicht persönlich verifiziert.

median eine kräftige, paarige Beule anstelle der bei kräftigen Männchen vorhandenen Impression, so dass bei flüchtigem Blick ein Weibchen vorzuliegen scheint. Die beiden Teile der Beule sind jedoch deutlich getrennt, wohingegen sie beim ♀ immer cranial verschmolzen sind. Balthasar (1963: 369f) erwähnt in seiner Monographie diese Ausprägungsmöglichkeit nicht, und auch bei anderen Autoren findet sich kein diesbezüglicher Hinweis. Es ist zu vermuten, dass mit zunehmender Größe der ♂♂ die beiden Teile der Beule laterad auseinanderweichen und sich verflachen, um eine Reibung mit der caudodorsad erweiterten Scheitelleiste zu vermeiden. Die Verbreitung dieser Art wurde im Rahmen der vorliegenden Studie nicht untersucht.

Die *Onthophagus ovatus*-Gruppe

Auch die Arten dieser Gruppe kommen teilweise sympatrisch vor, so dass wir hier von einer Gruppe und nicht etwa von einer Superspecies reden müssen.

Die zuverlässige Bestimmung von *O. ovatus* und *O. joannae* anhand externer Merkmale ist schwierig, da beide Arten in vielen Merkmalen variabel sind (Ljungberg 2002). Rößner (2006) stellt die beschriebenen differenzialdiagnostischen Merkmale zusammen und beschreibt ein zusätzliches: Der Außenrand des Pronotum ist bei *O. ovatus* vorne verdickt. Bei frischen Exemplaren scheint dieses Merkmal recht zuverlässig zu sein. Dennoch wurden bei allen unten aufgelisteten Exemplaren die Genitalien untersucht, um eine sichere Bestimmung zu gewährleisten. Zur Determination geeignete Abbildungen der männlichen und weiblichen Genitalapparate von *O. ovatus* und *O. joannae* bringen Martín Piera (1981: 206) und Krell und Fery (1992: 208, reproduziert in Ljungberg 2002).

Nachweise von *Onthophagus baraudi* Nicolas, 1964, in der Schweiz (Abb. 10)

Onthophagus baraudi wurde von Ieniştea (1979) und Vit und Hozman (1980) aus der Schweiz, Kanton Graubünden, gemeldet, für lange Zeit die einzigen Schweizer Nachweise (Krell und Fery 1992: 207; Krell 1998). Diese Meldungen werden hier bestätigt und durch weitere Nachweise aus den Kantonen Bern, Waadt und Wallis ergänzt.

Untersuchtes Material. 24 Exemplare, gesammelt zwischen 1963 und 1978.

BE: Wengen; 1 ♂ ohne weitere Daten, 1 ♀ 22.viii.1863, Ziegenkot; MZL (coll. E. Bugnion). **GR:** Schuls; 1 ♀ viii[?].1938; von S. Vit 1975 und M.-A. Ieniştea 1977 bereits korrekt determiniert; MHNG (coll. G. Toumayeff). Es handelt sich um das von Ieniştea (1979: 123) und Vit und Hozman (1980: 293) publizierte Exemplar. Val da Cologna, Poschiavo, 1400 m ü.NN; 1 ♂, 3 ♀♀ 3.vii.1978, leg. S. Vit. Es handelt sich bei zwei von S. Vit im Jahre 1978 als *O. joannae* determinierten Weibchen um zwei aus der von Vit und Hozman (1980) genannten Serie. Das Datum wurde in der genannten Publikation fälschlich als „3.VIII.1978“ angegeben (C. Besuchet in litt. 1991). 1 ♂ und 1 ♀ wurden von S. Vit 1978 korrekt determiniert. Aus der gleichen Fundserie liegen 1 ♂ *O. joannae* und 1 ♀ vor, das zu *O. joannae* oder *O. ovatus* gehören könnte. **VD:** Chaux Ronde/Gryon, 2050 m ü.NN; 1 ♀ 13.ix.1961, leg. C. Besuchet; MHNG. Fracherets/Gryon, 1600 m ü.NN; 2 ♂♂, 1 ♀ 23.v.1948, Fuchslosung, leg. C. Besuchet, „*O. baraudi* 8 exx.“; MHNG. Fracherets, 1 ♂, 5 ♀♀ 23.v.1948, Rinderkot, leg. C. Besuchet (det. R. Pittino 1991; 1 zusätzliches Exemplar in coll. R. Pittino); MZL. La Varraz; 1 ♀ 28.vii.1949, Menschenkot, leg. C. Besuchet; MZL. **VS:** Gredetschtal, 1200 m ü.NN; 1 ♂ v.1982, leg. G. Toumayeff (det. R. Pittino [1990]); MHNG. Lötschental, in der Anan, 2250 m ü.NN; 1 ♂, 1 ♀ 28.vi.1944 (♂: det. Zunino [1977]); MHNG (coll. R. Julliard). Törbel; 1 ♂, 1 ♀ 5.vi.1949, leg. J.-P. Wolf (det. anon.: *O. ovatus*); ETH. Umgebung Zermatt, 1650 m ü.NN; 1 ♂ 24.vi.1959, Rinderkot, [leg. C. Besuchet]; MHNG. Trift-Zermatt, 26.vii.1997, leg. W. Hoffmann, det. E. Rössner (Cosandey et al. 2017: 72).

Cosandey et al. (2017) präsentieren zusätzliche Meldungen von Arvigo, Lü, Surses, Trupchun, Zernez (GR), Vetta (TI), Blatten und Simplon (VS), die in der Verbreitungskarte als weisse Kreise dargestellt sind. Das von Cosandey et al. (2017) aus dem Kanton Glarus gemeldete Exemplar von 1879 aus der ETH wurde hier als *O. ovatus* bestimmt und ist unter dieser Art berücksichtigt.

Die bei *O. baraudi* zumeist vorhandene caudomediane flache Grube des Pronotum findet sich selten auch bei *O. ovatus*, ist also allein kein sicheres Merkmal für die Determination. Die zur Halsschildbasis weitläufigere Punktierung ist jedoch immer deutlich von den anderen Arten der Gruppe zu unterscheiden.

Nachweise von *Onthophagus grossepunctatus* Reitter, 1905 in der Schweiz (Abb. 11)

Die Determination der von Ieniştea (1979) aufgeführten Individuen wird bestätigt. Deren Funddaten, zusammen mit neuen Nachweisen, sind im folgenden aufgeführt.

Untersuchtes Material. 67 Exemplare, gesammelt zwischen 1853 und 1987.

GR: Roveredo; 1 ♀ 16./22.vi.1947 (det. V. Allenspach: *furcatus*); NMB (coll. V. Allenspach). Wurde von Allenspach (1970: 37) als *O. furcatus* gemeldet. **TI:** Bellinzona; 3 ♂♂, 3 ♀♀ 23.vii.1950, Menschenkot, 2 ♂♂, 1 ♀ 23.vii.1960, leg. C. Besuchet; MZL. Biasca; 1 ♂ 17.viii.1931; 1 ♂ 22.viii.1931 (beide det. V. Allenspach: *O. furcatus*); NMB (coll. V. Allenspach). Von Allenspach (1970: 37) als *O. furcatus* gemeldet. **VS:** unter[halb] Betten, 820 m ü.NN, 645-135; 1 ♀ vi.1982; MHNG (coll. W. Marggi). Branson; 23 ♂♂, 14 ♀♀ 15.iv.1878 [Brançon]; MZL (coll. E. Bugnion); 1 Ex. 2.vi.1918; NMB (coll. E. Handschin) (see Ieniştea 1979). Folatères [Follatères]; 1 ♂ 30.iv.1918; 2 ♂♂, 2 ♀♀: 26.v.1918; 1 ♂ 30.vi.1918; 1 ♀ 31.vi.1918; NMB (coll. E. Handschin) (see Ieniştea 1979). Leuk; 1 ♂ 30.ix.1967; NMB (coll. V. Allenspach)

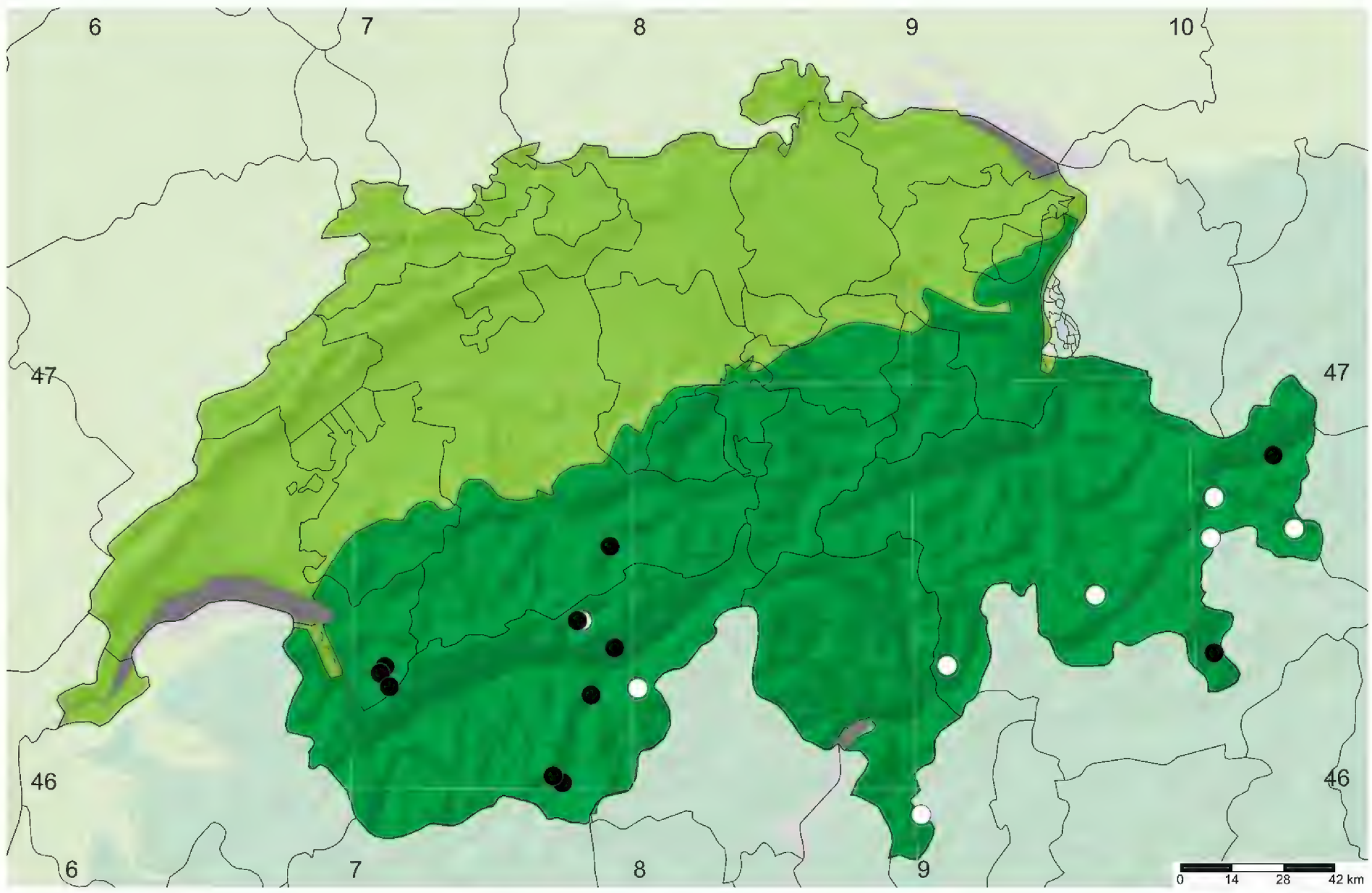

Abb. 10. Bestätigte Verbreitung von *Onthophagus baraudi* Nicolas in der Schweiz. Weisse Kreise: Zusätzliche Meldungen von Cosandey et al. (2017), nicht persönlich verifiziert.

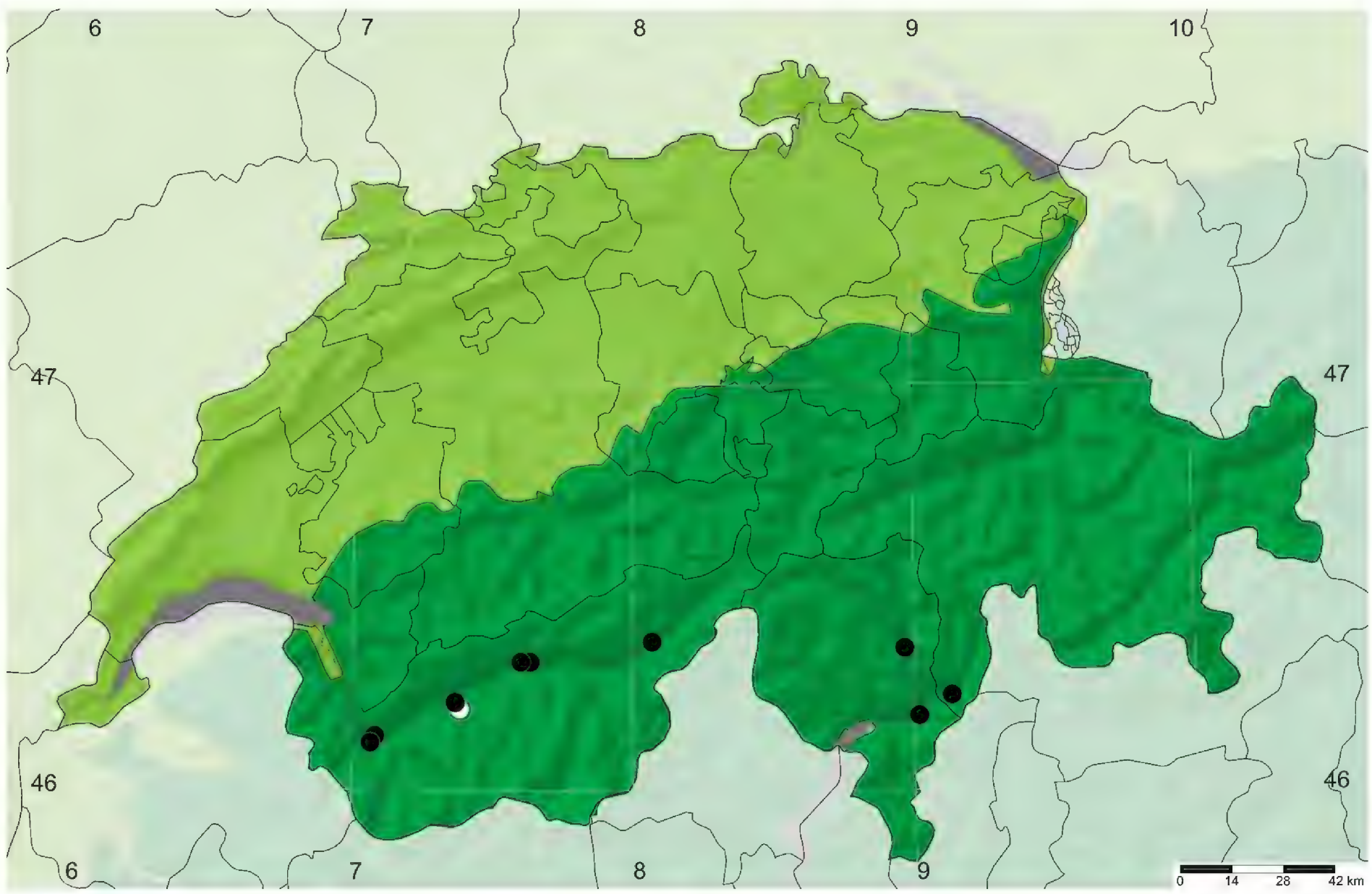

Abb. 11. Bestätigte Verbreitung von *Onthophagus grossepunctatus* Reitter in der Schweiz. Weisser Kreis: Zusätzliche Meldung von Cosandey et al. (2017), nicht persönlich verifiziert.

(see Ieniştea 1979). Sion; 1 ♀ 1853; MZL (coll. W. Morton); 1 ♂ iv., Kot; MZL (coll. E. Bugnion). Oberhalb Varen; 1 ♂, 6 ♀♀ 17.iv.1987, leg. C. Besuchet (1 ♂ det. Z. Stebnicka); MHNG.

Cosandey et al. (2017) führen neun Exemplare von Vex (VS) auf, die in der Verbreitungskarte als weisser Kreis dargestellt sind.

Nachweise von *Onthophagus joannae* Goljan, 1953, in der Schweiz (Abb. 12)

Untersuchtes Material. 213 Exemplare, gesammelt zwischen 1878 und 1995.

Vollständige Materialliste als elektronisches Supplement (Suppl. materials 1, 2).

Nachweise von *Onthophagus ovatus* (Linné, 1767) in der Schweiz (Abb. 13)

Untersuchtes Material. 342 Exemplare, gesammelt zwischen 1868 und 1998.

Vollständige Materialliste als elektronisches Supplement (Suppl. materials 1, 2).

***Onthophagus ruficapillus* Brullé, 1832 (Abb. 14)**

Der einzige publizierte Schweizer Nachweis von *O. ruficapillus* stammt von Novak (1921), der die Art aus Biel (Kanton Bern) meldet. Allenspach (1970) übersah diese Art. In der Kartendarstellung der Nachweise in Martín Piera und Zunino (1986: 440) finden wir einen Fundpunkt auf Schweizer Gebiet markiert, der sich wahrscheinlich auf den Novakschen Fund bezieht. Brieflich teilte Martín Piera mit, er habe den Nachweis aus der Literatur übernommen, habe selbst jedoch kein Exemplar aus der Schweiz gesehen (F. Martín Piera in litt., 1993). Löbl et al. (2006) und Ziani und Bezděk (2016) geben die Schweiz als Verbreitungsgebiet an, was ebenfalls auf dem Novakschen Fund basiert (A. Bezdek in litt. 2018).

Die meisten der im Folgenden aufgelisteten Neunachweise sind jedoch bereits, wie oben erklärt, in Cosandey et al. (2017) aufgeführt.

Untersuchtes Material. 6 Exemplare, gesammelt zwischen 1930 und 1970.

BE: Aarwangen; 1 ♀ iv.1930, leg. A. Linder (war eingeordnet unter *O. ovatus*); ETH (coll. A. Linder). Burgdorf; 3 ♀♀ iv.1970, leg. S. Kiener (1 ♀ det. R. Pittino [1990]; 2 ♀♀ det. A. Linder [1971]: *O. ovatus*); MHNG (coll. S. Kiener). **NE:** Chaumont; 1 ♀ (war eingeordnet unter *O. ovatus*); ETH (coll. M. Bänninger). **VS:** Salgesch, Leuggh; 1 ♂ [mit handschriftlichem Etikett „*Onthophagus ovatus*“]; NMSO (coll. A. Nägeli).

Das Männchen aus Salgesch, zwei der drei Weibchen aus Burgdorf sowie die Weibchen aus Aarwangen und Chaumont weisen die diagnostische Ausrandung an den Seiten des Kopfschildes nur schwach auf. In derartigen Zweifelsfällen sollte der weibliche Kopulationsapparat untersucht werden (Abb. 15, 16): Bei *O. ruficapillus* sind die Seitenstücke spitz und deutlich dreieckig erweitert. Die Querverbindung dazwischen ist—in Aufsicht bei entfernter Bursa copulatrix—sehr breit (Abb. 5). Insgesamt ist die Genitalspange bei *O. ruficapillus* kräftiger sklerotisiert als bei *O. ovatus*, doch hängt der Sklerotisierungsgrad auch vom Alter der Imago ab. Frisch geschlüpfte Imagines besitzen in beiden Geschlechtern nur schwach sklerotisierte Kopulationsorgane.

Cosandey et al. (2017) führen ein Exemplar von Chiasso aus dem südlichsten Tessin auf, das nicht untersucht wurde und in der Verbreitungskarte (Abb. 14) als weisser Kreis dargestellt ist.

Diskussion—die Verbreitung der *O. ovatus*-Gruppe in der Schweiz

Die beiden häufigsten Arten dieser Gruppe in der Schweiz, *Onthophagus ovatus* und *O. joannae*, zeigen unterschiedliche Verbreitungsbilder: Wohingegen *O. ovatus* hauptsächlich im Naturraum *Western European broadleaf forests*, vor allem im Mittelland, aber auch an der Alpensüdflanke (südliches Tessin) vorkommt (Abb. 13), ist *O. joannae* im Naturraum *Alps conifer and mixed forest* konzentriert, hier vor allem in den westlichen und östlichen Zentralalpen und der Alpensüdflanke (Abb. 12). In den westlichen Zentralalpen scheint die Art vor allem in der Gegend des Rhonetals verbreitet zu sein, doch zeigt Abb. 1 eine starke Konzentration der Sammeltätigkeit in diesem Gebiet, so dass dies ein Sammelartefakt sein könnte. Neuere Funde, dargestellt in den Verbreitungskarten von Info Fauna, zeigen eine ausgedehntere Verbreitung von *O. ovatus* im Rhonetal an sowie vereinzelte Funde von *O. joannae* im Jura und dem nördlichen Mittelland, die oben beschriebenen Verbreitungsmuster bleiben jedoch im Grossen und Ganzen unverändert.

Lumaret (1978: fig. 30) stellte in Südfrankreich *O. ovatus* hauptsächlich in Höhenlagen unter 800 m fest, wohingegen *O. joannae* bis über 1200 m häufig vorkommt. Auch in Ostdeutschland geht *O. joannae* höher und auch nördlicher als *O. ovatus* (Rößner 2012). Alle Nachweise der *O. ovatus*-Gruppe aus Norwegen, diese Tendenz bestätigend, beziehen sich auf *O. joannae* (Ødegaard 2001). Auch in der Schweiz kommt *O. joannae* tendenziell in höheren Regionen vor.

Die Schweizer Vorkommen von *Onthophagus baraudi* (Abb. 10) verbinden das Verbreitungsgebiet dieser auf die Alpen beschränkten Art in den Ostalpen (Tirol, Südtirol: Ballerio 1993; Steiermark: Krell 1996; Bayerische Alpen: Rössner 2008) mit dem in den französischen Westalpen (Hautes-Alpes, Alpes de Hautes-Provence; Lumaret 1990: 96f), wo die Art lokal häufig sein kann (Lumaret und Stiernet 1990). Die südliche Verbreitungsgrenze der Art befindet sich in Ligurien (Ziani 2009), das zur Ökoregion *Northern Alpine Chain Province* gehört (Blasi et al. 2010). Alle Schweizer Fundorte liegen in der südlichen Hälfte des Landes, im Naturraum *Alps conifer and mixed forest*.

Onthophagus grossepunctatus ist eine thermophile, mediterrane Art (Martín Piera und Zunino 1986: 449). Balthasar (1967) betrachtet Nové Mesto nad Váhom in

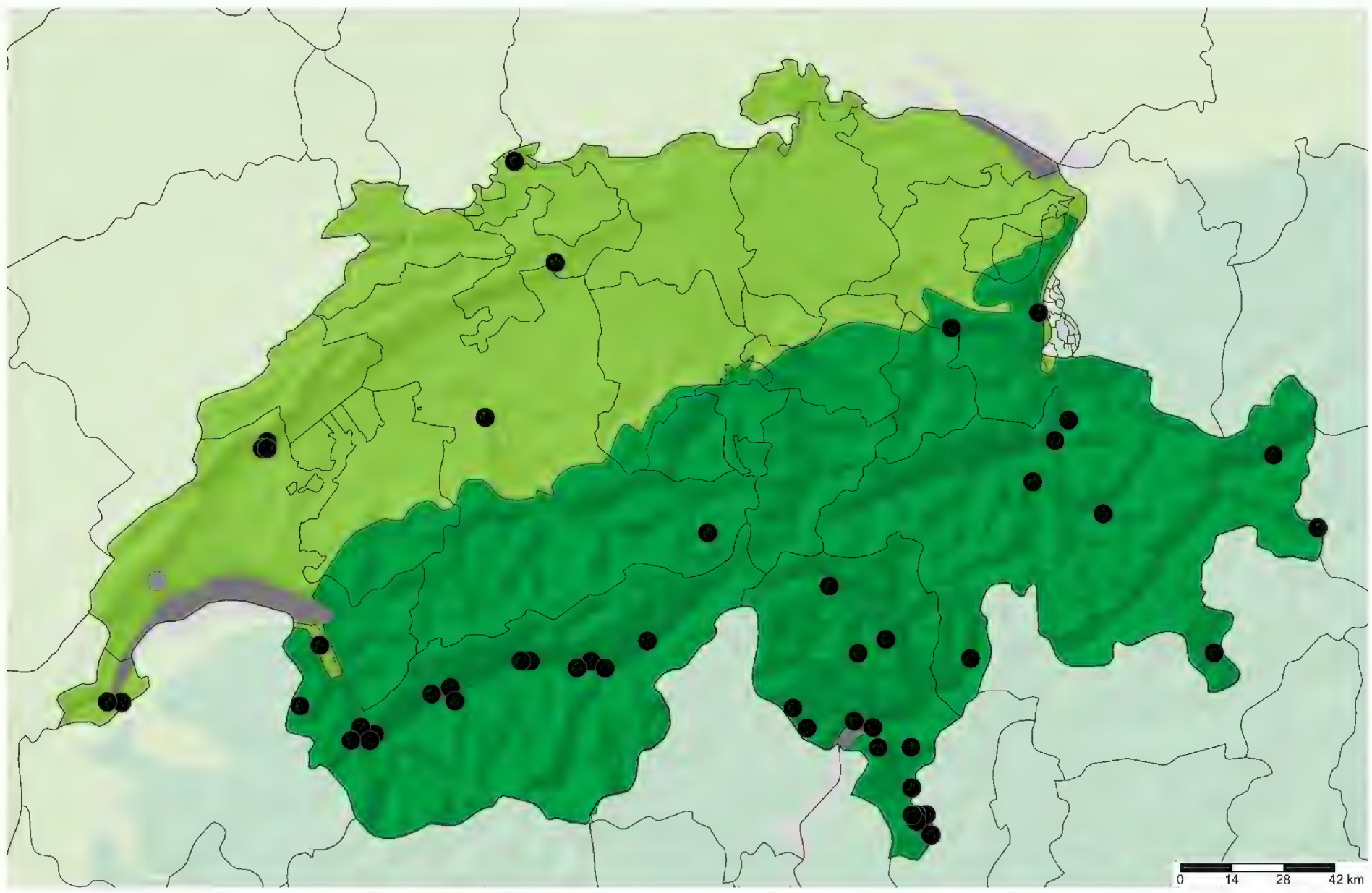

Abb. 12. Bestätigte Verbreitung von *Onthophagus joannae* Goljan in der Schweiz. Grauer Kreis: Unsicherer Maerky-Nachweis. Für neuere Funde vergleiche die Karte von Info Fauna https://lepus.unine.ch/carto/index.php?nuesp=22630&rivieres=on&lacs=on&hillsh=on&data=on&year=2000&lang=de

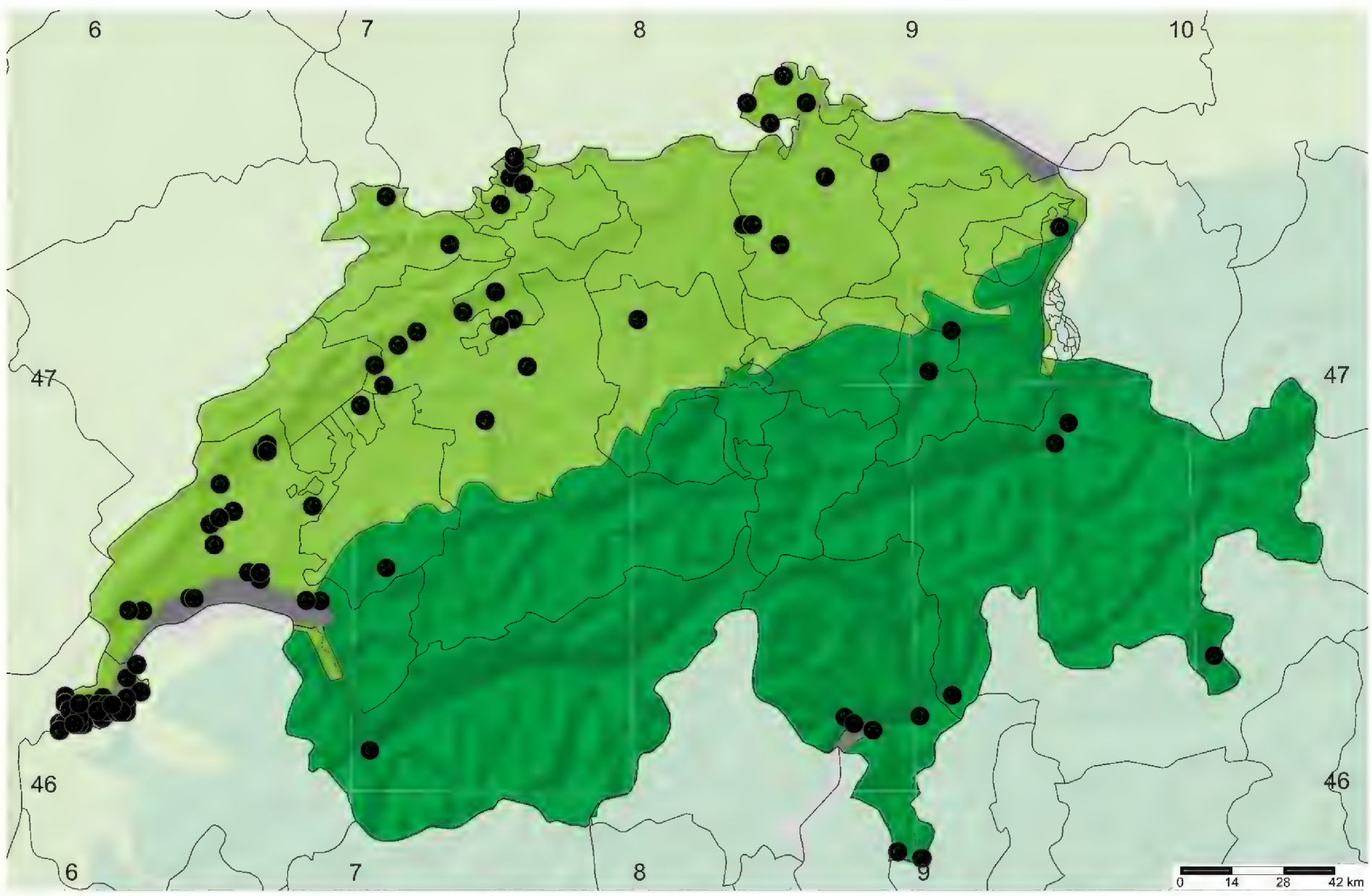

Abb. 13. Bestätigte Verbreitung von *Onthophagus ovatus* (L.) in der Schweiz. Für neuere Funde vergleiche die Karte von Info Fauna https://lepus.unine.ch/carto/index.php?nuesp=22634&rivieres=on&lacs=on&hillsh=on&data=on&year=2000&lang=de

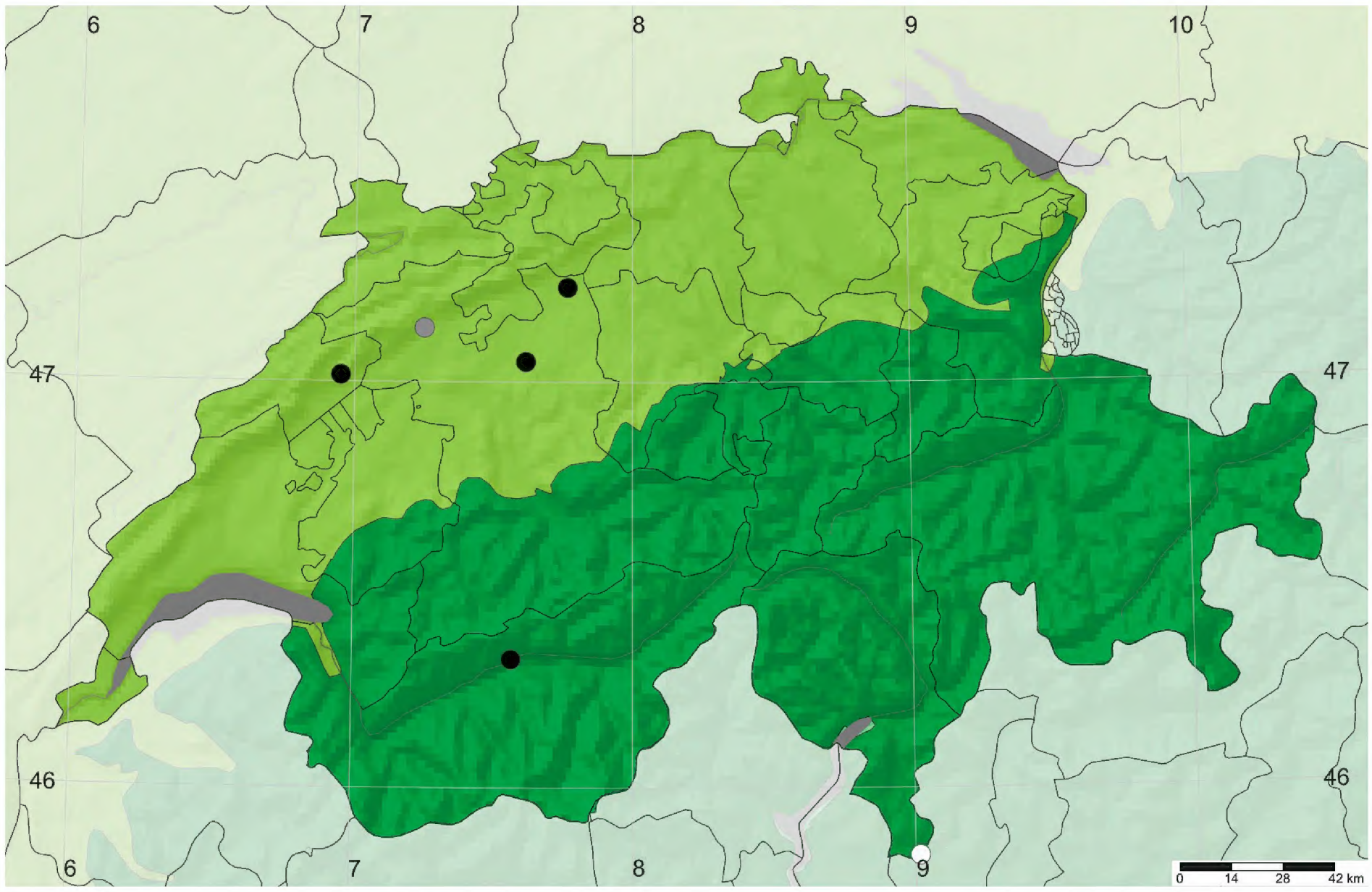

Abb. 14. Bestätigte Verbreitung von *Onthophagus ruficapillus* Brullé in der Schweiz. Grauer Kreis: Novaks (1921) Erstmeldung für die Schweiz, nicht persönlich verifiziert. Weisser Kreis: Zusätzliche Meldung von Cosandey et al. (2017), nicht persönlich verifiziert.

Abb. 15–16. Apikalbereich des weiblichen Kopulationsapparates von *Onthophagus ruficapillus* Br.; Schweiz, Bern, Burgdorf, leg. S. Kiener iv.1970, coll. S. Kiener, MHNG. Abb. 16 zeigt die Aufsicht auf den Sklerit von cranial. Bursa copulatrix und Ductus receptaculi sind teilweise, das Receptaculum seminis vollständig entfernt.

der Slowakei (48°45'N, 17°50'E) als nördliche Verbreitungsgrenze dieser Art. Alle Schweizer Fundorte (Abb. 11) liegen weit südlicher und sind beschränkt auf das Rhonetal und die Alpensüdflanke, wo das Klima für südliche Arten zuträglich ist (Beaumont 1968). Betten (VS) markiert mit 46°22"N die bisher nördlichste Verbreitungsgrenze in der Schweiz.

Onthophagus ruficapillus ist im mediterranen Gebiet abundant und weit verbreitet (Martín Piera und Zunino 1986). In Frankreich ist die Art häufig südlich von 45°N, jedoch sind einzelne Meldungen aus den Regionen Île-de-France und Centre bekannt (Gagnepain 2008). Mit dem Schwerpunkt seiner Verbreitung südlich des Schweizer Gebietes ist die Art erwartungsgemäss selten in der Schweiz gefunden worden, und nur in niederen Höhenlagen (Abb. 14).

Abschlussdiskussion

Durch ihre zentrale Lage in Europa, an der Grenze zwischen dem gemässigtem Klima Mitteleuropas und der Mediterraneis, mit einem aussergewöhnlichen Höhengradienten (193–4624 m ü.NN) auf relativ kleinem Gebiet, ist die Schweiz besonders interessant für das Studium der geographischen Verbreitung von Organismen. Die Schweiz bildet oft die nördliche Verbreitungsgrenze mediterraner Arten und, durch ausgedehnte alpine Regionen, eine natürliche südliche Ausbreitungsgrenze für temperate Arten. Wir finden verschiedene solcher Muster bei den Dungkäfern. *Onthophagus similis*, weit verbreitet in Europa, scheint in der Schweiz weitgehend zu fehlen. *Onthophagus ruficapillus* wird als wärmeliebende, südliche Art, nur sporadisch in der Schweiz gefunden, wohingegen andere thermophile

Arten, wie *O. grossepunctatus* und *O. opacicollis*, häufiger, aber nur in südlichen Bereichen der Schweiz vorkommen. Um potentielle Unterschiede in den Verbreitungsbildern häufigerer Arten zu finden, z.B. zwischen *Onthophagus taurus* und *O. illyricus*, sind weitere Datenaufnahmen und Aufsammlungen unbedingt notwendig. Laufende Kartierungsprojekte (Cosandey et al. 2017) helfen, diese Lücken zu füllen, Verbreitungsmuster zu ergänzen, zu korrigieren und präzisieren, wie es in den hier präsentierten Verbreitungskarten von *Onthophagus baraudi* und *O. opacicollis* eindrucksvoll demonstriert wird.

Verdankungen

Dank gebührt den Kollegen Dr. C. Besuchet, Muséum d'Histoire naturelle, Genève, J. Böhme†, Neuhofen, Dr. M. Brancucci†, ehemals Naturhistorisches Museum Basel, Anne Freitag, Musée Cantonal de Zoologie Lausanne, Dr. P. Herger, Natur-Museum Luzern, Dr. B. Merz, ehemals Entomologische Samlung der ETH Zürich, Elsa Obrecht, Naturmuseum Solothurn, F. Rampazzi, Museo cantonale di storia naturale, Lugano, Dr. Margaret Thayer, Field Museum of Natural History, Chicago, sowie Dr. M. Uhlig, Zoologisches Museum der Humboldt-Universität zu Berlin, für die geduldige Ausleihe von Sammlungsmaterial. Herr Dr. Brancucci ermöglichte zudem die effektive Arbeit im Museum Basel. Herrn Prof. J.-P. Lumaret, Montpellier, danke ich für die Zusendung seiner Habilitationsschrift.

Literatur

Allenspach V (1970) Coleoptera. Scarabaeidae, Lucanidae. Insecta Helvetica Catalogus 2: 1–186.

Angus RB (2008) A chromosomal analysis of the *Onthophagus similis-opacicollis-fracticornis* species group (Coleoptera: Scarabaeidae). Tijdschrift voor Entomologie 151: 235–244. https://doi.org/10.1163/22119434-900000266

Avila JM, Pascual F (1981) Contribución al conocimiento de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada: Muestreo preliminar (Coleoptera: Scarabaeoidea). Trabajos y Monografías del Departamento de Zoología, Universidad de Granada NS 4: 93–105.

Avila JM, Pascual F (1988) Contribución al estudio de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. V Autecología de las especies: familias Scarabaeidae y Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Eos 64: 15–38.

Ballerio A (1993) Sulla presenza di *Onthophagus baraudi* Nicolas nelle Alpi Orientali (Coleoptera Scarabaeidae). Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali „Enrico Caffi" Bergamo 16: 85–86.

Balthasar V (1963) Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region. Coleoptera: Lamellicornia. Band 2. Coprinae (Onitini, Oniticellini, Onthophagini). Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften, Prag, 628 pp. [16 pls]

Balthasar V (1967) Mediterrane und pontische Elemente der tschechoslowakischen Fauna der Scarabaeoidea. Sbornik 2. Entomologicke Symposium Opava, Sept. 21-23 1966, O problémah faunistického a entomologeografického vyzkumu československa a stredni Evropy, 23–29.

Baraud J (1975) *Onthophagus massai*, nouvelle espèce paléarctique (Coleoptera Scarabaeoidea). Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon 44: 292–295. https://doi.org/10.3406/linly.1975.10209

Baraud J (1985) Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique du Maroc au Sinaï. Encyclopédie Entomologique 46: 1–652.

Beaumont J de (1968) Zoogéographie des insectes de la Suisse. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 41: 323–329. https://doi.org/10.5169/seals-401568

Besuchet C, Reuteler C, Merz B (2012) Superfamilie Scarabaeoidea. Instrumenta Biodiversitatis 8 (Merz E (Hrsg.): Liste annotée des insectes (Insecta) du canton de Genève): 126–129.

Binaghi G, Dellacasa G, Poggi R (1969) Nuovi caratteri diagnostici per la determinazione degli *Onthophagus* del gruppo *ovatus* (L.) e geonemia controllata delle specie italiane del gruppo. Memorie della Società Entomologica Italiana 48: 29–46.

Blasi C, Capotorti G, Smiraglia D, Guida D, Zavattero L, Mollo B, Frondoni R, Copiz R (2010) A Thematic Contribution to the National Biodiversity Strategy. The Ecogegions of Italy. Ministry of Environment, Land and Sea Protection, Nature Protection Directorate, Roma, 18 pp. http://www.minambiente.it/sites/default/files/archivio/biblioteca/protezione_natura/ecoregioni_italia_eng.pdf

Boto L, Martín-Piera F (1994) Sistemática molecular del complejo "*fracticornis-opacicollis*" (Col., Scarabaeoidea, género *Onthophagus*). VI. Congreso Ibérico de Entomología, Madrid, 33.

Brandstetter CM, Kapp A (1998) Käferinventar von Vorarlberg und Liechtenstein. Insecta: Coleoptera. Erster Vorarlberger Coleopterologischer Verein, Bürs.

Coope GR (1974) Interglacial Coleoptera from Bobbitshole, Ipswich, Suffolk. Journal of the Geological Society of London 130: 333–340. https://doi.org/10.1144/gsjgs.130.4.0333

Coope GR (1977) Quaternary Coleoptera as aids in the interpretation of environmental history. In: Shotton FW (Ed.) British Quaternary Studies. Recent Advances. Claredon, Oxford, 55–68.

Coope GR (1979) Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, Biogeography, and Ecology. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 247–267. https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.001335

Coope GR (1990) The invasion of Northern Europe during the Pleistocene by Mediterranean species of Coleoptera. In: di Castri F, Hansen AJ, Debussche M (Eds) Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer, Dordrecht, 203–215. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1876-4_12

Coope GR (2000) The climatic significance of coleopteran assemblages from the Eemian deposits in southern England. Geologie en Mijnbouw 79: 257–267. https://doi.org/10.1017/S0016774600021740

Coope GR (2010) Coleopteran faunas as indicators of interglacial climates in central and southern England. Quaternary Science Reviews 29: 1507–1514. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.12.017

Cosandey V, Chittaro Y, Sanchez A (2017) Liste commentée des Scarabaeoidea (Coleoptera) de Suisse. Alpine Entomology 1: 57–90. https://doi.org/10.3897/alpento.1.21179

De Bast A (1983) Repartition spatiale et temporelle des *Onthophagus similis* (Scriba) et *O. fracticornis* (Preyssler) (Coleoptera Scarabaeoidea) [sic]. Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie 119: 227–233.

Delabie G (1956) Une espèce méconnue et nouvelle du genre *Onthophagus* (Col. Scarabaeidae). Bulletin de la Société Entomologique de France 61: 175–177.

Falahee SL, Angus R (2010) Chromosomal separation of difficult species of *Copris* Geoffroy, 1762 and *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae), with discussion of *O. massai* Baraud as a British Pleistocene fossil. ZooKeys 34: 17–32. https://doi.org/10.3897/zookeys.34.256

Frank J, Konzelmann E (2002) Die Käfer Baden-Württembergs 1950-2000. Naturschutz-Praxis, Artenschutz 6: 1–290.

Galante E (1979) Los Scarabaeoidea de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca (Col.). II.–Familia Scarabaeidae. Boletín de la Asociación Española de Entomología 3: 129–152. http://www.entomologica.es/cont/publis/boletines/111.pdf

Galante E, Mena J, Lumbreras C (1995) Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) attracted to fresh cattle dung in wooded and open pastures. Environmental Entomology 24: 1063–1068. https://doi.org/10.1093/ee/24.5.1063

Gagnepain J-C (2008) Quatre espèces nouvelles ou intéressantes pour la région Centre (Coleoptera Aphodiidae et Scarabaeidae). L'Entomologiste 64: 353–354.

Gonseth Y, Wohlgemuth T, Sansonnens B, Buttler A (2001) Die biogeographischen Regionen der Schweiz. Erläuterungen und Einteilungsstandard. Umwelt Materialien Nr. 137. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern, 48 pp. https://www.bafu.admin.ch/dam/bafu/de/dokumente/landschaft/uw-umwelt-wissen/die_biogeographischenregionenderschweiz.pdf.download.pdf/die_biogeographischenregionenderschweiz.pdf

Haffer J (1986) Superspecies and species limits in vertebrates. Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung 24: 169–190. https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1986.tb00626.x

Herger P (2005) Zur Insektenfauna des Flachmoores Wauwilermoos, 498 m, Kanton Luzern. III. Coleoptera 1 (Käfer). Entomologische Berichte Luzern 53: 1–20. http://www.zobodat.at/pdf/Entomologische-Berichte-Luzern_53_0001-0020.pdf

Herger P, Kamke M-C (1998) Zur Insektenfauna des Kantons Schaffhausen (Hallau-Egg und Löhningen). III. Coleoptera (Käfer). Entomologische Berichte Luzern 39: 113–126. https://www.zobodat.at/pdf/Entomologische-Berichte-Luzern_39_0113-0126.pdf

Ieniştea MA (1979) Nachtrag zum Catalogus der Lucanidae und Scarabaeidae (Col.) der Schweiz. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 52: 121–123. https://doi.org/10.5169/seals-401915

Johnson C (1967) *Onthophagus fracticornis* (Preyss.) and *O. similis* (Scriba) (Col., Scarabaeidae): diagnostic notes. Entomologist's Monthly Magazine 103: 1–4.

Král D, Souček M (1987) Nové zajímavé nálezi nadčeledi Scarabaeoidea (Coleoptera) z Československa. Zprávy Československé Společnosti Entomologické při ČSAV 23: 17–24.

Krell F-T (1993) Phylogenetisch-systematische Revision des Genus *Temnorhynchus* Hope, 1837 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae: Dynastinae: Pentodontini). 1. Teil: Phylogenetische Analyse, mit Anmerkungen zur phylogenetisch-systematischen Methodologie. Beiträge zur Entomologie 43: 237–318. https://doi.org/10.21248/contrib.entomol.43.2.237-318

Krell F-T (1996) Zur Taxonomie, Chorologie und Eidonomie einiger westpaläarktischer Lamellicornia (Coleoptera). Entomologische Nachrichten und Berichte 40: 217–229.

Krell F-T (1998) Familienreihe Lamellicornia. In: Lucht WH, Klausnitzer B (Eds) Die Käfer Mitteleuropas 15. Fischer, Jena, 285–295.

Krell F-T, Fery H (1992) Familienreihe Lamellicornia. In: Lohse GA, Lucht WH (Eds) Die Käfer Mitteleuropas 13 (2. Supplementband mit Katalogteil). Goecke & Evers, Krefeld, 200–252.

Ljungberg H (2002) Notes on North European *Onthophagus* Latr. (Coleoptera: Scarabaeidae). Entomologisk Tidskrift 123: 35–49. http://www.sef.nu/download/entomologisk_tidskrift/et_2002/ET2002%2035-49B.pdf

Löbl I, Krell F-T, Ziani S, Král D (2006) Onthophagini. In: Löbl I, Smetana A (Eds) Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Apollo Books, Stenstrup, 159–176.

Lohse GA (1957) (Col. Scarab.) *Onthophagus similis* Scriba (Journ. 56, 40. Beitr., 1: 35) eine unbekannte heimische Kotkäferart. Bombus 2: 6–7.

Lumaret J-P (1978) Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. Thèse (Docteur d'Etat, Mention Sciences), Montpellier, France: Université des Sciences et Techniques du Languedoc. VII + 254 + 6 Anhänge (Vol. 1) + 91 Karten (Vol. 2) [unveröffentlicht].

Lumaret J-P (1990) Atlas des coléoptères scarabéides laparosticti de France. Inventaires de Faune et de Flore 1: 1–419. [1 Folienkarte]

Lumaret J-P, Stiernet N (1990) Inventaire et distribution des coléoptères scarabéides coprophages dans le massif de la Vanoise. Travaux Scientifiques de la Parc National de la Vanoise 17: 193–228.

Macagno ALM, Pizzo A, Rolando A, Palestrini C (2011) Size and shape interspecific divergence patterns partly reflect phylogeny in an *Onthophagus* species-complex (Coleoptera: Scarabaeidae). Zoological Journal of the Linnean Society 162: 482–498. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00684.x

Machatschke JW (1969) Familienreihe Lamellicornia. In: Freude H, Harde KW, Lohse GA (Eds) Die Käfer Mitteleuropas. Band 8. Teredilia, Heteromera, Lamellicornia. Goecke & Evers, Krefeld, 265–371.

Martín Piera F (1981) Corología de *Onthophagus joannae* Goljan, 1953 y *Onthophagus ovatus* (Linnaeus, 1767) (Col. Scarabaeidae) en la Península Ibérica. Boletín de la Asociación Española de Entomología 4: 205–213. http://www.entomologica.es/cont/publis/boletines/147.pdf

Martín Piera F (1984) Los Onthophagini ibero-baleares (Col., Scarabaeoidea) II. Corología y autecología. Eos 60: 101–173.

Martín-Piera F, Boto L (1999) A reappraisal of the '*fracticornis-opacicollis*' taxonomic complex of the genus *Onthophagus* Latreille using allozymes (Coleoptera, Scarabaeoidea). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 37: 75–84. https://doi.org/10.1046/j.1439-0469.1999.372104.x

Martín Piera F, Zunino M (1986) Analisi sistematica, filogenetica e biogeografica di un gruppo di specie del sottogenere *Palaeonthophagus* Zunino, 1979 (Coleoptera, Scarabaeidae: genere *Onthophagus*): il gruppo *ovatus*. Bollettino del Museo Regionale di Science Naturali, Torino 4: 413–467.

Miessen G (2005) Apport aux connaissances du genre *Onthophagus* Latreille, 1802 de la fauna du Grand-Duché de Luxembourg (Coleoptera, Scarabaeidae). Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie 141: 162.

Monnerat C, Chittaro Y, Sanchez A, Gonseth Y (2015) Critères et procédure d'élaboration de listes taxonomiques nationales: le cas de Buprestidae, Cerambycidae, Cetoniidae et Lucanidae (Coleoptera) de Suisse. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 88: 155–172. https://doi.org/10.5169/seals-514999

Niehuis M (2012) Zur Erinnerung an Joachim Böhme (1. Nov. 1933 – 21. Jul. 2010). Mitteilungen, Entomologischer Verein Stuttgart 47: 47–51. https://www.zobodat.at/pdf/Mitt-Ent-Ver-Stuttgart_47_2012_0047-0051.pdf

Novak P (1921) Tabelle der mit *Onthophagus grossepunctatus* Rtt. und *ruficapillus* Br. verwandten Arten, nebst Beschreibung einer neuen Art. Koleopterologische Rundschau 9: 98–100.

Ødegaard F (2001) Taxonomic status and geographical range of some recently revised complex-species of Coleoptera in Norway. Norwegian Journal of Entomology 48: 237–249. www.entomologi.no/journals/nje/2001-2/abs/48_237.pdf

Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'Amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P, Kassem KR (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. Bioscience 51: 933–938. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2

Palestrini C (1981) *Onthophagus fracticornis* (Preyssl.) e *O. similis* (Scriba): status tassonomico e considerazioni zoogeografiche. Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino 1981, 2: 13–24.

Palestrini C, Rolando A, Barbero E (1994) Analisi bidimensionale della segregazione interspecifica temporale in una cenosi a Coleotteri coprofili. Biologia Oggi 8: 33–40.

Pizzo A, Mercurio D, Palestrini C, Roggero A, Rolando A (2006a) Male differentiation patterns in two polyphenic sister species of the genus *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae): a geometric morphometric approach. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 44: 54–62. https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2005.00334.x

Pizzo A, Roggero A, Palestrini C, Cervella P, Pero M del, Rolando A (2006b) Genetic and morphological differentiation patterns between sister species: the case of *Onthophagus taurus* and *Onthophagus illyricus* (Coleoptera, Scarabaeidae). Biological Journal of the Linnean Society 89: 197–211. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00674.x

Pizzo A, Mazzone F, Rolando A, Palestrini C (2011) Combination of geometric morphometric and genetic approaches applied to a debated taxonomical issue: the status of *Onthophagus massai* (Coleoptera, Scarabaeidae) as an endemic species vicarious to *Onthophagus fracticornis* in Sicily. Zoology 114: 199–212. https://doi.org/10.1016/j.zool.2011.03.003

Pizzo A, Zagaria D, Palestrini C (2013) An unfinished speciation process revealed by geometric morphometrics, horn allometries and biomolecular analyses: The case of the *fracticornis-similis-opacicollis* species complex of the genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). Zoologischer Anzeiger 252: 548–561. https://doi.org/10.1016/j.jcz.2012.11.009

Rahola Fabra P ([1986]) Diferenciación entre *Onthophagus similis* Scriba y *Onthophagus opacicollis* Reitter (Col., Scarabaeidae). Graellsia 41: 31–42.

Rahola Fabra P (1987) Les espèces françaises du genre *Onthophagus*. Leur biologie et répartition dans le Languedoc et ses régions limitrophes. 2ème tirage. Selbstverlag, Sommières, 86 pp.

Rößner E (2006) Ein weiteres differenzialdiagnostisches Merkmal zur Unterscheidung zwischen *Onthophagus ovatus* (Linnaeus, 1767) und *O. joannae* Goljan, 1953 (Coleoptera, Scarabaeidae). Virgo, Mitteilungsblatt des Entomologischen Vereins Mecklenburg 9: 30–32. http://www.entomologie-mv.de/download/virgo-8/Virgo%200811%20Differentialdiagnostisches%20Merkmal%20ovatus.pdf

Rössner E (2008) Faunistisch interessante Funde von Blatthornkäfern aus den Bayerischen Alpen (Coleoptera: Scarabaeidae). Entomologische Zeitschrift 118: 259–262.

Rößner E (2012) Die Hirschkäfer und Blatthornkäfer Ostdeutschlands (Coleoptera: Scarabaeoidea). Verein der Freunde und Förderer des Naturkundemuseums Erfurt, Erfurt, 507 pp.

Shorthouse DP (2010) SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. http://www.simplemappr.net [July 2016]

Uhlig M, Uhlig B (2006) Zur Käferfauna der Schweiz (Coleoptera ohne Staphylinidae). Entomologische Berichte Luzern 56: 1–20. http://www.zobodat.at/pdf/Entomologische-Berichte-Luzern_56_0001-0020.pdf

Vit S, Hozman P (1980) Coléoptères intéressants et nouveaux pour la faune suisse. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 53: 285–295. https://doi.org/10.5169/seals-401965

Wilson CJ, Angus RB (2005) A chromosomal analysis of 21 species of Oniticellini and Onthophagini (Coleoptera: Scarabaeidae). Tijdschrift voor Entomologie 148: 63–76. https://doi.org/10.1163/22119434-900000167

Ziani S (2009) Nuovi dati sulla distributione geografica di alcune species di *Onthophagus* appartenenti al gruppo *ovatus* (Insecta Coleoptera Scarabaeidae: Onthophagini). Bollettino del Museo Civiso di Storia Naturale di Venezia 59: 45–50. http://msn.visitmuve.it/wp-content/uploads/2013/06/Boll59_05_Ziani.pdf

Ziani S, Bezděk A (2016) Tribe Onthophagini Burmeister, 1846. In: Löbl I, Löbl D (Eds) Catalogue of Palaearctic Coleoptera 3: Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Revised and Updated Edition. Brill, Leiden, 180–204.

Supplementary material 1

Material examined of *Onthophagus fracticornis*, *O. joannae*, and *O. ovatus*

Author: Frank-Thorsten Krell

Data type: Material examined, pdf

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: https://doi.org/10.3897/alpento.2.23345.suppl1

Supplementary material 2

All localities for the discussed *Onthophagus* species

Author: Frank-Thorsten Krell

Data type: Occurrence

Explanation note: Excel file of all localities for all species as visualized in the distribution maps.

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: https://doi.org/10.3897/alpento.2.23345.suppl2